ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 93

8

АВГУСТ

280 лет
АКАДЕМИЧЕСКОЕ КНИГОИЗДАТЕЛЬСТВО РОССИИ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2008

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*),
Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина, Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский,
Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, М. Г. Пименов, И. Н. Сафронова,
И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina, Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky,
Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, M. G. Pimenov, I. N. Safronova,
I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток),
З. В. Карамышева (С.-Петербург), Л. И. Малышев (Новосибирск),
Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok),
Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), L. I. Malyshev (Novosibirsk),
G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректоры *О. М. Бобылева* и *А. К. Рудзик*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

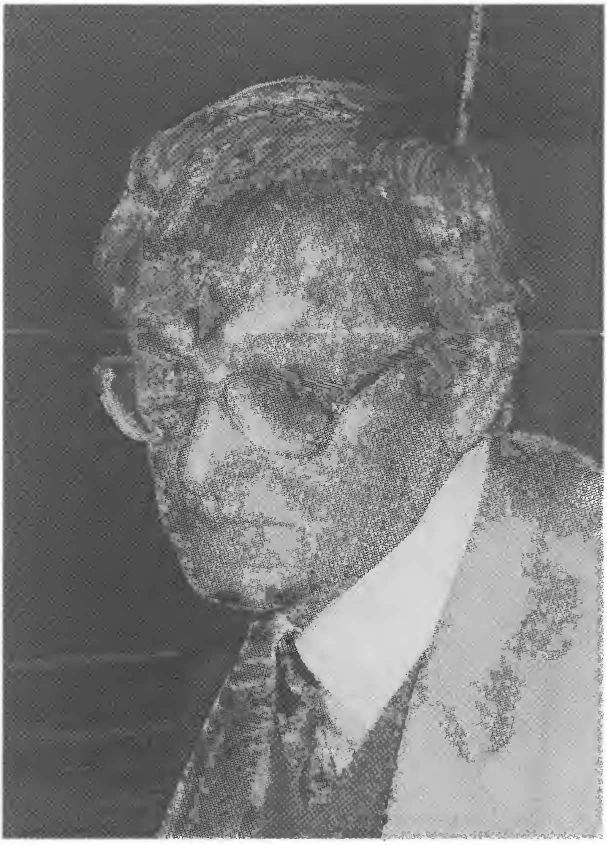
Дата публикации «Ботанического журнала», т. 93, № 7: 25.07.2008.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 24.07.2008. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 14.5. Уч.-изд. л. 17.3. Тираж 401 экз. Тип. зак. № 417. С 148

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2008 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2008 г.



Рудольф Владимирович Камелин.
В Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, 2005 г.

Сердечно поздравляем главного редактора «Ботанического журнала», президента Русского ботанического общества, члена-корреспондента РАН

РУДОЛЬФА ВЛАДИМИРОВИЧА КАМЕЛИНА
С ЮБИЛЕЕМ!

Редколлегия «Ботанического журнала», Русское ботаническое общество, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН и все российские ботаники желают Рудольфу Владимировичу доброго здоровья, бодрости, дальнейших творческих успехов и новых трудов на благо российской и мировой ботаники.

УДК 581.1; 581.2

© Ю. В. Гамалей

ТРАВЫ ХОЛОДНЫХ И ЖАРКИХ РАВНИН

Yu. V. GAMALEI. THE HERBS OF COLD AND HOT PLAINS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: gamalei@gmail.ru
Поступила 25.03.2008

Миоцен и сопредельные с ним геологические эпохи ознаменованы двумя параллельными трендами экологической эволюции высших растений: а) линией эволюции C_3-трав холодных равнин и б) линией эволюции C_4-трав жарких равнин. Оба тренда стали следствием ведущих тенденций изменения климата планеты в этот период. C_3-травы и производные от них степные и луговые сообщества возникли в ответ на понижение температуры обитания на значительных территориях высоких широт. C_4-травы и формируемая ими растительность саванн, пустынь, солончаков стали адаптивным ответом на аридизацию низких широт. Для решения проблемы первых, как обеспечить распределение фотосинтатов в холодных условиях, и проблемы вторых, как обеспечить фотосинтез углекислотой в аридных условиях, нашлись соответствующие физиологические механизмы. Они оказались альтернативными, а группы трав, освоивших условия холодных и жарких равнин, — территориально и таксономически разобщенными. 98.9 % C_4-трав относятся к *Monocots* и *Prodicots*, 99.8 % продвинутых C_3-трав — представители *Eudicots*. Адаптивный параллелизм таксонов просматривается на примере обеих групп трав. Оба типа травных биомов пришли на смену лесным, площадь которых в конце олигоцена и миоцене резко сократилась и в низких, и в высоких широтах. Эта тенденция продолжает развиваться параллельно с климатическими тенденциями иссушения и похолодания континентов.

Ключевые слова: C_3-травы, C_4-травы, фотосинтез, флоэмный транспорт, климат, адаптогенез, травные экосистемы, холодные равнины, жаркие равнины.

Одной из причин современного структурно-функционального разнообразия таксонов может быть их разновозрастность (Гамалей и др., 2008). Ведущие факторы эволюции таксономического разнообразия — изменчивость климата и климатический адаптогенез. Факторы среды на планете никогда не были стабильными. Геологическая, геотермальная, гидрологическая, климатическая обстановка в доступном для изучения прошлом менялась кардинально (рис. 1). Вместе с изменениями параметров среды обитания менялись и сами растения. Их жизненные формы стали интегральным результатом климатического адаптогенеза структур и функций. Система внешних и внутренних признаков таксона отражает специфику не столько современной его экониши, сколько климатические особенности места и эпохи становления. По завершению периода становления система признаков таксона уже не меняется.

Вершиной эволюции сосудистых растений были гигантские, высоко продуктивные древесные формы чрезвычайно благоприятной для растений теплой и влажной эпохи эоцена (период «теплой биосферы»: Ахметьев, 2004; Чумаков, 2004). К этому времени относится становление большинства продвинутых древесных форм и сопутствующих им лиан. Показатели роста деревьев и лиан рекордные, их разнообразие огромно. По величине и сложности организации клеточных

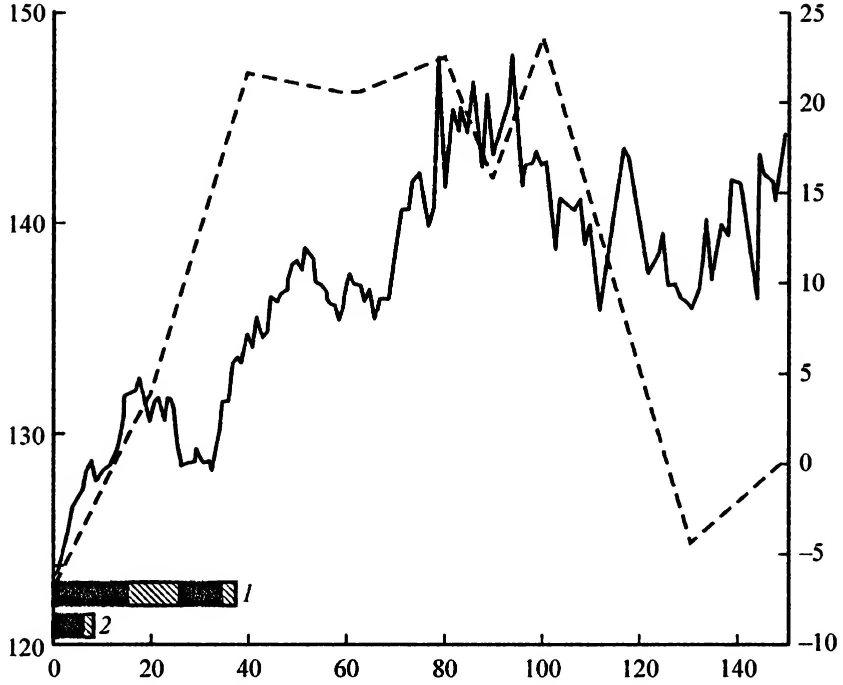


Рис. 1. Изменение климатических факторов в фанерозое.

Пунктирная линия — глобальные осадки на континентах (Gibbs et al., 1999), сплошная линия — температура океана по данным изотопного анализа (Veizer et al., 1999; Lear et al., 2000). На диаграммах 1 (южный полюс) и 2 (северный полюс) показаны периоды частичного (штриховка) и полного (заливка) оледенения полюсов (Zachos et al., 2001). По оси абсцисс — возраст, млн лет; по оси ординат: слева — осадки, см/год; справа — температура, °С.

систем равных им нет. Многие ныне существующие в тропическом дождевом лесу таксоны могут быть отнесены к реликтовым в связи со слишком малой вероятностью повтора той природной ситуации, в которой они сложились. Древесные таксоны более позднего происхождения, чем палеогеновые, неизвестны.

Изменение параметров климата в олигоцене и миоцене в сторону неблагоприятную для растений (глобальное и локальные похолодания и иссушения) привело к развитию тенденции редукции их роста. Следствием редукции стали жизненные формы, объединяемые термином «травы». Ограничение распространения древесных форм и лесных биомов привело к появлению открытых равнин. Их обитатели сформировали чисто травные биомы. Поскольку тенденции изменений климата на разных широтах различались, жизненные формы и структурно-функциональные типы трав миоцена оказались зависимыми от них. Таковы причины происхождения специализированных C_3- и C_4-трав открытых пространств высоких и низких широт. Все группы трав являются типичными примерами климатического адаптогенеза, как и сформированные с их участием биомы — саванны, прерии, степи, луга, тундры.

В каскад взаимосвязанных адаптивных реакций растений и растительного покрова на климатические перемены вовлечены механизмы многих уровней, от молекулярного до экосистемного. Понимание совокупности этих изменений требует комплексных многоуровневых исследований и соответствующего арсенала исследовательской техники. Именно такой научный подход старался исповедовать автор настоящей статьи, компенсируя пробелы в собственных исследовательских возможностях привлечением доступных литературных материалов (Гамалей, 1990, 2004; Гамалей и др., 2008).

С тематикой C_4-фотосинтеза связана целая эпоха отечественных исследований в области экологической анатомии и физиологии. Среди первооткрывателей феномена C_4-фотосинтеза есть имена наших соотечественников (Л. А. Незговорова, Ю. С. Карпилов, И. А. Тарчевский). В 1960—1980-е годы нашей науке принадлежали многие приоритеты в полевых исследованиях C_4-фотосинтеза (работы научных школ О. В. Заленского и А. Т. Мокроносова). Территориально фронт работ был развернут очень широко: вдоль южных рубежей страны от Приазовья до Приамурья. Результаты полевых исследований на этих пространствах значительно обогатили информационные базы данных о мировой C_4-флоре. Отечественным вкладом в фундамент этого направления можно гордиться, индексы цитирования российских работ той поры заметно выше, чем в других разделах анатомии и физиологии растений. Мировое научное сообщество с признанием и благодарностью относится к вкладу российских физиологов в эту область. Распад страны, связанная с ним недоступность многих районов для экспедиционных работ, отсутствие соответствующего финансирования затормозили дальнейшее развитие исследований по данной тематике здесь. На Западе эта тематика в 1990-е годы, наоборот, привлекала все большее внимание. Там, особенно в США, имело место расширение финансирования проектов по этой проблеме. Немалую роль для развития таких работ на Западе сыграло и то обстоятельство, что в состав зарубежных исследовательских групп влились хорошо подготовленные отечественные специалисты. Прогресс исследований в этой области, обмен информацией через Интернет привели к сближению интересов физиологов, экологов, климатологов, систематиков, палеоботаников. Возникший комплекс оказался очень эффективен. Конец 1990-х годов и начало нового века ознаменованы публикацией множества первоклассных оригинальных и обзорных работ. Цель настоящей статьи познакомить читателя с состоянием проблем и перспективами их разработки.

При написании статьи был еще один замысел. Она подготовлена к 80-летию со дня рождения Адольфа Трофимовича Мокроносова. Эта тема была одной из его любимых. Интерес к фотосинтезу, к экологическим аспектам его эволюции проходит через всю научную жизнь Адольфа Трофимовича. Сотрудничество Лаборатории фотосинтеза Уральского государственного университета с Лабораторией экологии фотосинтеза Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН по этой тематике началось в середине 1960-х годов в пустыне Кара-Кумы на песчано-пустынной биологической станции Репетек (Туркмения). Оно продолжалось там и в 1970-е годы, а в начале 1980-х годов переместилось на несколько полевых сезонов в пустыню Гоби. В составе Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции Адольф Трофимович был лидером и душой «гобийского братства» исследователей C_4-растений. Переехав в Москву и став директором Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева РАН, Адольф Трофимович, занятый руководящей работой в Институте и Академии наук, был лишен возможности участвовать в полевых исследованиях, но он всегда был в курсе их и живо интересовался результатами этих работ. При его поддержке уральскими коллегами во главе с В. И. Пьянковым эти исследования продолжались в 1990-е годы в Монголии. Сотрудники Лаборатории экологии фотосинтеза Ботанического института РАН в это время развернули аналогичные по задачам исследования еще в одном районе с доминированием C_4-флоры — в Араратской долине Армении. Адольф Трофимович продолжал следить за всеми этими работами. Его видение научных проблем по этой тематике в какой-то степени отражено в настоящей статье. Побуждающими мотивами к ее созданию стали частые полуночные разговоры на эти темы в годы совместной работы и палаточной жизни в Заалтайской Гоби (Эйхин-Гол, 1980—1983 гг.), где нас окружала на сотни километров только пустынная флора и мы находились под сильным впечатлением от нее. Написание этой статьи — исполнение давнего желания и в какой-то степени долга перед Адольфом Трофимовичем. От желания до его реализации протянулись годы. Теперь, когда оно частично выполнено, А. Т. Мокроносова уже нет с нами, но есть возможность с благодарностью посвятить ему эту статью.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ И ВРЕМЕННЫЕ РЯДЫ C_4-ТРАВ

Коронарная анатомия тканей листа и обеспечиваемый ею C_4-фотосинтез и фотосинтетический метаболизм установлены для нескольких тысяч видов трав (7300), относящихся к 3 семействам однодольных (5900) и 15 семействам двудольных растений (1400 видов) (Sage, 2001; Ehleringer, 2005). Большая часть C_4-видов относится к сем. *Poaceae* (61%). 18% составляют представители *Cyperaceae* и 21% приходится на 15 семейств двудольных. Среди последних наибольшее число C_4-видов в семействах подкласса *Caryophyllidae*: *Chenopodiaceae* (550), *Amaranthaceae* (250), *Polygonaceae* (80), *Caryophyllaceae* (50). В семействах, относящихся к подклассам *Rosidae* и *Asteridae*, они встречаются единично. От общего числа видов однодольных C_4-группа составляет почти половину (40 %), ее доля среди двудольных — 1 % (Keeley, Rundel, 2003). Таксономическое распределение и результаты молекулярных исследований геномов сформировали общепринятое представление: C_4-синдром возник параллельно и независимо не только внутри каждого из 18 семейств, но даже среди представителей отдельных родов он мог возникать множество раз независимо (Kellogg, 1999; Monson, 1996, 2003).

Ни одно из указанных семейств не относится к монотипным по этому комплексу признаков (рис. 2). Многие из них (кроме *Poaceae*, *Chenopodiaceae* и *Aizoaceae*) не содержат и полный эволюционный ряд: C_3, промежуточные C_3—C_4, аспартатные (NAD-ME), малатные (NADP-ME) C_4-виды. Но оба эволюционно продвинутых C_4-синдрома — аспартатный и малатный, как показал возрастной анализ таксонов, в которых они встречаются (рис. 1), во всех семействах имеют общее время становления (Гамалей и др., 1992; Ehleringer et al., 1997; Kellogg, 1999; Sage, 2004). Аспартатный синдром, распространенный среди представителей сем. *Poaceae* и 5 семейств двудольных (*Chenopodiaceae*, *Aizoaceae*, *Amaranthaceae*, *Euphorbiaceae*, *Caryophyllaceae*), возник в начале миоцена (20—25 млн. лет назад) на фоне аридизации и дифференциации климата. Он связан со становлением растительности пустынных и солончаковых биомов (табл. 1). Малатный синдром, встречающийся более широко (во всех 18 семействах), также имеет одинаковый возраст: становление этой группы таксонов относится к концу миоцена—плиоцену (5—8 млн. лет назад, рис. 2). Это соответствует времени экспансии саванн (табл. 1).

Конечно, эволюционные датировки, особенно далекие, довольно условны и могут со временем уточняться. Но во многих случаях есть возможность проверить датировку с применением сразу нескольких методических подходов. Их современный арсенал включает исследование кремниевых фитолитов, палеоботанических образцов, палеопочв, пыльцы, изотопного состава зубных эмалей млекопитающих, главным образом копытных (табл. 1). В качестве источников информации о возрасте исследуемых таксонов обычно используются базы данных, опубликованные в Интернете. Наиболее полная и информативная из них — The Paleobiology Database

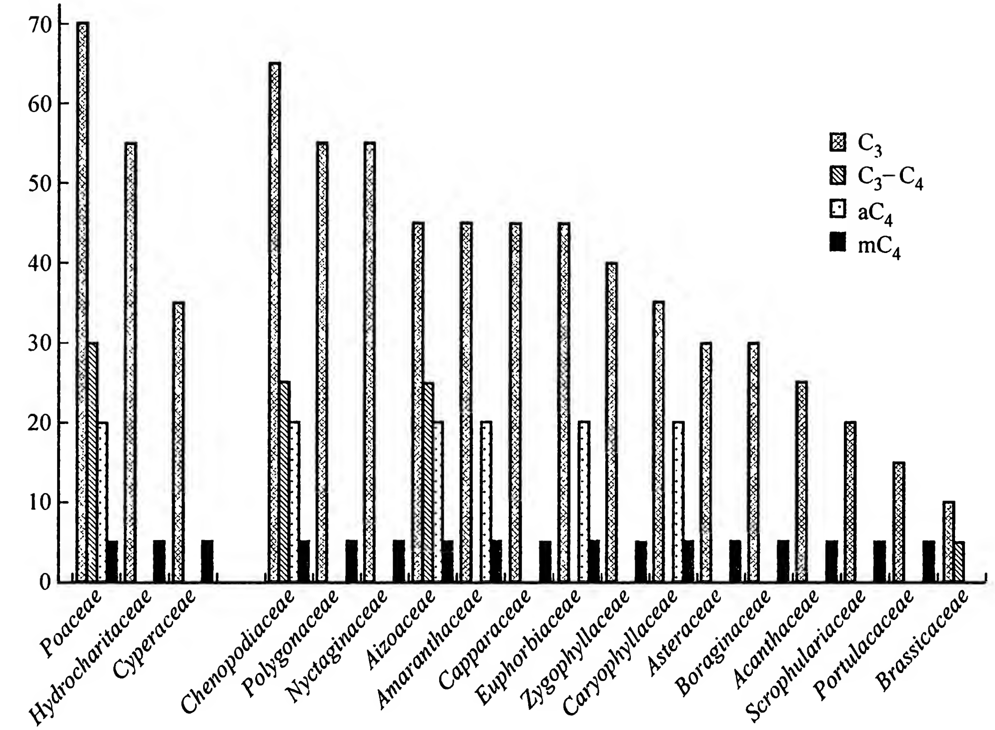


Рис. 2. Эволюционные ряды фотосинтетических синдромов в семействах цветковых растений.

По оси абсцисс — семейства, эволюция фотосинтеза в которых завершилась формированием C_4-синдрома; по оси ординат — возраст становления семейств и фотосинтетических синдромов: C_3, промежуточного C_3—C_4, аспартатного C_4(NAD-ME) и малатного C_4(NADPH-ME) (материалы палеоботанической летописи) (млн лет назад).

ТАБЛИЦА 1

Время появления и экспансии травных биомов на континентах (из: Шереметьев, Гамалей, 2008)

Место	Время появления	Время экспансии	Тип трав	Метод определения	Источник информации
		Евразия			
Евразийская степь	Поздний эоцен, олигоцен		C_3	Обзор	Bradenkamp et al., 2002
Евразийская степь	Миоцен	Плиоцен	C_3	»	Лавренко, 1951
Центр и юг Европы	»	»	C_3	Пыльцевой анализ	Traverse, 2007
Передняя Азия	Ранний миоцен	Поздний миоцен	C_3	Фитолиты, изотопный анализ эмалей млекопит.	Strömberg et al., 2007
Непал	Средний миоцен	» »	C_3/C_4	Пыльцевой анализ	Hoorn et al., 2000

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Место	Время появления	Время экспансии	Тип трав	Метод определения	Источник информации
Пакистан	Поздний миоцен	Плиоцен	C_4	Изотопный анализ эмалей млекопит.	Cerling et al., 1997, 1998
Афганистан	» »		C_3/C_4	Морфология зубов ископаемых млекопит.	Merceron et al., 2004
Пакистан	» »	Плиоцен	C_4	Почвенный и изотопный анализ	Quade et al., 1989 Morgan et al., 1994
Китай, лессовое плато	Плиоцен	»	C_4	Почвенный и пыльцевой анализ	Ding, Yang, 2000 Wang et al., 2006
Тибетское плато	»	»	C_4	Изотопный анализ зубных эмалей млекопит.	Wang, Ding, 2005
Северная Америка					
Великие равнины	Олигоцен	Миоцен	C_3	Фитолиты	Strömberg, 2004, 2005, 2006
Великие равнины	»	»	C_3	Анализ палеопочв	Retallack, 1998, 2004
Великие равнины	Ранний миоцен	Поздний миоцен	C_3/C_4	Почвенный и изотопный анализ	Fox, Koch, 2003, 2004
Великие равнины		» »	C_4	Обзор	Anderson, 2006
Великие равнины	» »	» »	C_4	Изотопный анализ зубных эмалей млекопит.	MacFadden, 2000, 2005; Cerling et al., 1998
Великие равнины	Средний миоцен	Плиоцен, плейстоцен	C_4	Пыльцевой анализ, зубные эмали млекопит.	Traverse, 2007; Wang et al., 1994
Великие равнины	Поздний миоцен	Плиоцен		Палеоботанические данные	Axelrod, 1975
Южная Америка					
Аргентина	Поздний олигоцен	Поздний миоцен	C_3/C_4	Изотопный анализ зубных эмалей	MacFadden, 1997; Janis, 2007
Аргентина	Поздний миоцен	Плиоцен	C_4	То же	Cerling et al., 1998
Африка					
Восточная Африка	Олигоцен	Олигоцен	C_3	Литературный обзор	Bredenkamp et al., 2002
Уганда	Ранний миоцен		C_3	Палеоботанические данные	Coopens, Pickford, 2002
Восточная Африка	Средний миоцен	Ранний плиоцен	C_4	Литературный обзор	Kellogg, 2001
Кения	» »	» »	C_4	Изотопный анализ зубных эмалей млекопит.	Morgan et al., 1994
Кения	Поздний миоцен	Плиоцен, плейстоцен	C_4	То же	Cerling et al., 1998; 2005

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Место	Время появления	Время экспансии	Тип трав	Метод определения	Источник информации
Австралия					
	Средний миоцен	Ранний плиоцен	C_4	Литературный обзор	Janis et al., 2004; Janis, 2007
Без деления на континенты					
	Эоцен—олигоцен	Поздний миоцен	C_3	Литературный обзор	Woodward et al., 2004
	Олигоцен	» »	C_4	Литературные обзоры	Retallack, 2001; Sage, 2005
	Средний миоцен	» »	C_4	Обзоры изотопных данных	Jacobs et al., 1999 Ehleringer, 2005

(http://paleodb.org/cgi-bin/bridge.pl). В случаях соответствия данных, полученных разными методами, общая надежность информации повышается. По всей совокупности данных группа C_4-таксонов оценивается как значительно более молодая, чем неспециализированные C_3-травы, чем представители САМ фотосинтетического метаболизма, и, скорее всего, вообще самая молодая. Географически она распространяется от экватора в направлении более холодных широт, не достигая 50-й параллели, во времени — от начала миоцена (20 млн. лет назад) до наших дней (табл. 1).

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ТИПОЛОГИЯ C_4-СИНДРОМОВ

Диагностическая для C_4-трав коронарная (kranz) анатомия тканей листа была описана на заре структурно-функциональных его исследований (Haberlandt, 1884). Долгое время сравнительные исследования в этом направлении развивались как расширение списка таксонов, у которых обкладка пучков составлена из значительно более крупных клеток, чем остальные клетки мезофилла (Metcalfe, Chalk, 1950). Подход, нацеленный на выяснение особенностей ее функциональной специализации, стал разрабатываться позже. Он связан с открытием C_4-фотосинтетического метаболизма (Незговорова, 1956; Тарчевский, Карпилов, 1963; Hatch, Slack, 1966). Только после этого выяснилось, что обкладка пучков у C_4-видов принципиально отличается от обкладки C_3-видов не только размером клеток, но и их содержимым: пластидами, митохондриями, пероксисомами, внутриклеточным распределением и структурной спецификой органелл (Карпилов, 1970; Hatch, Slack, 1970). Тогда же была осознана необходимость более детальной структурно-функциональной типологии, облегчающей понимание и диагностику разных вариантов C_4-синдрома. В 1960—1970-е годы на этом направлении были сконцентрированы усилия многих анатомов и физиологов, работавших с C_4-растениями. Они завершились несколькими обобщающими типологическими работами в форме обзоров структурно-функциональных признаков наиболее распространенных типов коронарной анатомии (Carolin et al., 1973, 1975, 1978; Brown, 1977; Вознесенская, Гамалей, 1986; Гамалей, Вознесенская, 1986, и др.). Выяснилось, что на фоне большого разнообразия вариантов степень согласованности структурных и биохимических аспектов C_4-фотосинтеза такова, что действительно дает возможность пользоваться структурными тестами для их диагностики. Созданная усилиями нескольких исследовательских групп типология включала внутриклеточную топографию пластид и митохондрий, их структурные особенности, индексы гранальности и изотопной дискриминации, состав первичных продуктов фотосинтеза. На рис. 2 показано распределение по семействам цветковых растений 4 ведущих структурно-функциональных типов, выделенных по этим признакам. Типология довольно надежно работала на протяжении полувека и, по-видимому, может продолжать успешно использоваться и дальше. Те типы, которые были тогда выделены и описаны, подтверждены многими последующими работами с C_4-растениями (Dengler, Nelson, 1999; Voznesenskaya et al., 1999, 2006, 2007; Jacobs, 2001; Sage, 2002, 2004, и др.). Их коррекция, если и происходила, то ограничивалась деталями. Выделенные по структуре и биохимическим характеристикам группы C_4-трав стали предметом для оживленной дискуссии проблем их экологии и эволюции в контексте становления травных экосистем (Ehleringer et al., 1997; Sage, 2001, 2004; Keeley, Rundel, 2003; Ehleringer, 2005; Edwards, Still, 2008, и др.).

КОРОНАРНАЯ СТРУКТУРА — КАСКАД КЛЕТОК ИЛИ МЕМБРАННЫХ КОМПАРТМЕНТОВ?

Вопросы к структурной диагностике неожиданно появились по материалам исследований промежуточных C_3—C_4-видов сведоидного ряда (*Suaeda aralocaspica*, *Bienertia cycloptera*), не имеющих типичной двурядной короны, но проявляющих признаки C_4-фотосинтетического метаболизма по индексам изотопной дискриминации (Freitag, Stichler, 2000, 2002). Это стало поводом для сомнений, так ли уж обязательна коронарная анатомия для C_4-фотосинтеза (Voznesenskaya et al., 2001; Sage, 2002). Возникшее в дискуссии недоверие к структурной диагностике заставило еще раз вернуться к этой теме. После более детального анализа выяснилось, что и у этих видов есть две популяции кооперативно функционирующих по каскадному принципу хлоропластов, но локализованные не в двух разных клетках, а в разных компартментах одной (Edwards et al., 2004; Voznesenskaya et al., 2006). «Одноклеточный» C_4-фотосинтетический аппарат этих растений в отличие от обычного для коронарной анатомии «двухклеточного», лишний раз подтвердил, что дело не в числе клеток, а в числе мембранных компартментов для хлоропластов, участвующих в углекислотном каскаде. Подвела не структурная диагностика, а существующая клеточная парадигма. Она оказалась не способной дать правильное объяснение новым фактам.

Разве клеточные оболочки так уж важны в качестве границ раздела компартментов? Этой функцией в полном объеме обладают только мембраны. Их топография подвижна и контролируется тоже не клеточными оболочками, а актомиозиновым цитоскелетом. Показано, что поляризация хлоропластов и вакуолей, столь характерная для клеток обкладки всей группы C_4-растений, легко может быть нарушена ингибиторами актомиозиновой подвижности (цитохалазином D, латринсулином B: Leibe, Menzel, 1995; Kandasamy, Meagher, 1999). Фибриллы цитоскелета могут быть закреплены только на цитоплазматических мембранах, плазматической и эндоплазматической. О взаимодействии мембран хлоропластов с актомиозиновыми фибриллами данных нет, но известно, что их подвижность зависима от сокращений цитоскелета (Gray et al., 2001; Kwok, Hanson, 2004). Контроль подвижности эндоплазматического ретикулума актомиозиновым цитоскелетом убедительно и многократно доказан (Menzel, 1994; Hepler, Gunning, 1998). Следовательно, если хлоропласты находятся внутри эндоплазматического ретикулума (Гамалей, 2004, 2006), то подвижность и поляризация хлоропластов могут быть вторичны относительно подвижности эндоплазматического ретикулума (Leibe, Menzel, 1995; Gunning, 2005).

Еще одна группа свидетельств в пользу раздельной компартментации групп хлоропластов и их локализации внутри эндоплазматического ретикулума, относимого к элементам вакуома, — неоднородность цитохимической окраски вакуолей клеток обкладки (Edwards et al., 2004). Методами цитохимического окрашивания подтверждено наличие в этих клетках нескольких изолированных вакуолярных систем, что попутно подтверждает и гипотезу локализации хлоропластов в вакуолярных сетях. Обнаруженные этим методом две системы вакуолей в клетках одноклеточной короны могут быть эквивалентны двум типам клеток в двойной короне. Таким образом, несколько видов сведоидного ряда из сем. *Chenopodiaceae* нашли свое место в ряду промежуточных, скорее, даже начальных этапов эволюции C_4-синдрома, когда компартментация хлоропластов и их функциональная дифференциация уже состоялись, каскад углекислотного концентрирования уже запущен, но коронарная анатомия полностью еще не оформлена. Судя по индексам дискриминации, двуклеточная коронарная анатомия стала более продвинутым и специализированным вариантом относительно одноклеточной (Edwards et al., 2004; Tipple, Pagani, 2007). В ходе этого преобразования принцип компартментации и последовательного участия двух групп хлоропластов в кооперативном фотосинтезе сохранен и усилен.

ПРОМЕЖУТОЧНЫЕ C_3—C_4-ГРУППЫ ТРАВ

Среди видов сведоидного ряда существует довольно большое разнообразие промежуточных, т. е. не вполне состоявшихся вариантов коронарной структуры (Fraitag, Stichler, 2000; Voznesenskaya et al., 2007). Возможность их наблюдения в этой и других филогенетических линиях сем. *Chenopodiaceae* — большая удача для исследователей. Интерес вызывает, скорее, вопрос, почему в других семействах двудольных или однодольных вариант одноклеточной кранц-анатомии, подобный наблюдаемому у некоторых представителей сведоидного ряда, в ходе эволюции не возник? Или пока не обнаружен? Адаптивный параллелизм становления C_4-синдрома в разных семействах несомненно есть. Абсолютно полным он быть не может. На материале представителей одного только рода *Flaveria* (*Asteraceae*) обнаружено несколько независимых по происхождению C_4-филогенетических ветвей (Monson, 1996, 2003). В этом семействе есть и несколько вариантов промежуточных C_3—C_4-видов, аналогичных которым нет в других семействах. Своя особая серия вариантов промежуточных и состоявшихся C_4-растений найдена в семействах *Brassicaceae*, *Zygophyllaceae*, *Scrophulariaceae* и уж тем более у злаков (рис. 2; Ueno, 1992; Thole, Rawsthorne, 2003; Ueno et al., 2006). Возможно, это оправдывает ту осторожность, с которой многие исследователи, в том числе и сотрудники школы А. Т. Мокроносова, относились к проведению аналогий между C_4-группами однодольных и двудольных растений (Мокроносов, 1971; Пьянков и др., 1992; Ehleringer et al., 1997). При рассмотрении параллельных рядов внутри семейств каждого из этих классов причиной неполного их соответствия могут быть особенности горизонтальных экотопических рядов, или небольшие различия в возрасте семейств, и несхожесть предваряющих филогенетический переход к коронарной анатомии и C_4-фотосинтезу структур листа и его функциональных состояний.

Коронарных C_4-видов всего несколько тысяч. Логично было бы допустить, что в переходном C_3—C_4-состоянии их может быть не меньше, в том числе и в семействах, традиционно не исследуемых на этот предмет. Первоначальная концепция, диагностика и расчеты численности строились на признаках уже состоявшейся коронарной анатомии или биохимической специфики. Те семейства, где ее нет, могли не подозреваться и не проверяться на биохимические признаки C_4-фотосинтеза. Не подвергались они и дискриминационному анализу. Кстати, индекс дискриминации у многих видов сведоидного ряда тоже невнятный (у представителей рода *Bienertia*, например). Многие из этих растений не имеют и других тестовых характеристик C_4-растений, в частности их повышенной продуктивности. По нашим наблюдениям в солончаках Араратской долины промежуточные виды родов *Suaeda* и *Bienertia* не продуктивнее, чем C_3-солянки. Аспартатные (НАД-МЕ) солянки вообще не обладают высокой продуктивностью, которая не сочетается с высокой солеустойчивостью, промежуточные C_3—C_4-виды тем более. Одним словом, есть впечатление, что у группы промежуточных видов шансы дополняться и расширяться могут быть выше, чем у группы классических C_4-растений (коронарная анатомия + отчетливый диморфизм хлоропластов + индекс дискриминации выше –15).

ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ И МЕХАНИЗМЫ АДАПТОГЕНЕЗА

Параллельное и независимое становление одинаковых структурно-функциональных синдромов в неродственных таксонах (табл. 1; рис. 2) — очень сильный аргумент в пользу адаптивного их происхождения в ответ на если не глобальное, то достаточно широкомасштабное изменение факторов среды обитания. Принципиально новое свойство кооперативного фотосинтеза, в котором поэтапно принимают участие две группы хлоропластов, — предварительное связывание и концентрирование углекислоты. На этом основании выдвинута гипотеза, предполагающая, что коронарная анатомия и C_4-фотосинтез — адаптивный ответ на снижение в миоцене (и в кайнозое в целом) концентрации углекислоты в атмосфере (Ehleringer et al., 1997; Ehleringer, Cerling, 2002; Sage, 2004). Подтверждений тому, что концентрация углекислоты имела тенденцию меняться в кайнозое в этом направлении и достигла в плиоцене и плейстоцене критических для фотосинтеза значений, достаточно (Борзенкова, 1992; Culver, Rawson, 2000; Keeley, Rundel, 2003; Ehleringer, 2005). В целом эта гипотеза не вызывает сомнений, хотя у нее есть проблемы.

Непонятно, как могло случиться, что ответом на столь глобальное изменение стал адаптогенез всего 1 % видов двудольных. Почему 99 % видов продолжали жить и фотосинтезировать обычным образом, не замечая этой перемены? Не потому ли, что большая часть ныне существующих видов и к тому времени уже существовала как сформированные таксоны, которые измениться уже не могли. Как в онтогенезе растения, так и в филогенезе таксона признаки пластичны только в молодом возрасте, в период становления (принцип ювенильной пластичности). После того как все признаки сложились в равновесную систему, таксон сформирован, адаптогенез закончен. Далее адаптивные преобразования допустимы в виде норм реакций, не нарушающих системных связей признаков таксона. Качественные преобразования становятся невозможными (в противном случае появляется новый таксон). Другого объяснения отражения признаками таксона климатической специфики не столько современной его экониши, сколько эпохи его становления найти невозможно. Значит, отреагировать на изменения среды могли только те таксоны, которые находились в стадии формирования в тот период, и их, как оказалось, было не так много — всего несколько тысяч видов, 1 % ныне существующих двудольных и 40 % однодольных. По-видимому, они принадлежат к последней значительной волне таксоно- и адаптогенеза трав.

Остальные, ранее сформированные и относящиеся к группе C_3-трав виды, не вымерли, не исчезли с лица планеты. Почему для них ситуация с дефицитом углекислоты не стала критической? И была ли она равно критической в разных экотопах? Скорее всего, помимо глобального и, следовательно, фонового фактора снижения концентрации углекислоты в атмосфере, существовали какие-то дополнительные, менее глобальные обстоятельства для становления таксонов, относящихся к группе C_4-растений.

Списки C_3- и C_4-трав с самого начала не выглядели случайными. Параллельное и независимое появление C_4-фотосинтеза сразу в нескольких семействах однодольных и двудольных не оставляло сомнения в том, что C_4-фотосинтез относится к проявлениям климатического адаптогенеза. Анализ географического распределения C_4-растений привел к заключению, что все они — обитатели аридных экотопов, а большинство — жарких и аридных экотопов низких широт (Ehleringer, Cerling, 2002; Ehleringer, 2005). Необходимость каскадного концентрирования углекислоты в процессе фотосинтеза в этой зоне могла возникнуть не только в связи со снижением общей ее концентрации в атмосфере, но, что еще более вероятно, внутри листа.

Устьичный аппарат листа относится к сфере контроля ксилемного транспорта. Функционирование устьиц полностью зависимо от него. Закрывание устьиц в жаркий период времени суток является неизбежной реакцией на водный дефицит среды обитания. Характерное для всей этой группы растений, даже для малатных C_4 (NADPH-ME)-видов, более или менее закрытое состояние устьиц днем — преграда для поступления углекислоты в ткани листа, какой бы ни была ее концентрация в атмосфере. И это дополнительный и очень мощный фактор лимитирования фотосинтеза. Поэтому климатическим фактором, инициировавшим адаптивное появление C_4-видов, могло быть локальное иссушение климата. Оно началось в олигоцене и продолжалось в миоцене, плиоцене и плейстоцене, продолжается, по-видимому, и сейчас. Это привело к появлению и прогрессивному развитию территорий с высоким индексом аридности и уровнем инсоляции более 20 ккал/м^2. Распространение C_4-фотосинтеза среди обитателей таких мест — аргумент в пользу большей значимости фактора аридности для становления C_4-синдрома. Ассоциирующейся с ним по времени общий углекислотный дефицит в атмосфере, экспансия копытных, появление человека и антропогенных пожаров, еще некоторые факторы, обсуждаемые в литературе (Sage, 2004, 2005; Ehleringer, 2005; Keeley, Rundel, 2005; Tipple, Pagani, 2007), могут рассматриваться, скорее, как сопутствующие, ведущая роль безусловно принадлежала фактору аридизации климата в кайнозое (Борзенкова, 1992; Gibbs et al., 1999; Zachos et al., 2001; Чумаков, 2004).

ПОЧЕМУ ТОЛЬКО C_4-ТРАВЫ?

Почему среди C_4-растений практически не оказалось деревьев — вопрос, традиционно обсуждаемый в обзорах (Sage, 2001, 2004; Keeley, Rundel, 2005; Tipple, Pagani, 2007; Edwards, Still, 2008, и др.) и не находящий пока полноценного объяснения. Часть исследователей придерживается даже мнения, что известно слишком мало и довольно спорных примеров C_4-деревьев только потому, что их эволюционное преобразование в этом направлении еще только начинается. «C_4-леса — вполне вероятная и недалекая перспектива, которая радикально изменит растительный покров и биосферу в целом в будущем» (Sage, 2004). В качестве первого вестника грядущих перемен приводятся кронообразующие древесные виды из сем. *Euphorbiaceae* (*Chamaesyce forbesii*, *C. olowaluana*: Pearcy et al., 1987).

По материалам палеоботанической летописи становление ныне существующих видов древесного габитуса относится к более далекому прошлому, к мелу и эоцену, когда климат планеты был значительно более благоприятным для растений: он был более теплым, влажным и сочетался с относительно высокой концентрацией углекислоты в атмосфере (период «теплой биосферы»: Ахметьев, 2004; Чумаков, 2004; рис. 1). По мере общего похолодания и дифференцированного иссушения климата в олигоцене и еще более в миоцене лесные биомы сменялись травными (табл. 1). Естественно, никаких новых древесных таксонов в это время появиться уже не могло. Палеоботанические находки свидетельствуют о том же: в палеоботанической летописи нет древесных таксонов возраста олигоцена и тем более миоцена (The Paleobiology Database, http://paleodb.org/cgi-bin/bridge.pl). Становление и экспансия большинства травянистых таксонов, наоборот, относятся как раз к этому периоду. Появляющиеся в этот период C_4-таксоны встречаются только среди трав. Дежурные два-три примера древесных или кустарниковых C_4-видов в сем. *Chenopodiaceae* (*Haloxilon aphyllum*, *Atriplex canescens*: Pyankov et al., 1999) и *Poligonaceae* (*Calligonum* sp.: Winter, 1981), скорее, подтверждают правильность такого объяснения: они относятся к вторично-древесным формам и возраст их такой же или даже еще моложе, чем C_4-трав (Sage, 2001; Ehleringer, 2005). Таким образом, все ныне известные C_4-таксоны относятся все-таки к апопластной линии эволюции трав, которая возникла в конце олигоцена—начале миоцена (Гамалей и др., 2008). Быть старше нее они едва ли могут. К этому времени (20 млн. лет назад) все древесные двудольные уже были сформированы. Ни одной новой их линии со времен палеогена не появилось.

ТРАВЫ ВЫСОКИХ И НИЗКИХ ШИРОТ

Травные экосистемы открытых равнин, пришедшие на смену лесным, появились в связи с развитием устойчивой тенденции похолодания и иссушения климата в олигоцене и миоцене (Борзенкова, 1992; Bredenkamp et al., 2002; Sage, 2004; Ehleringer, 2005). В связи с этими процессами появились значительные территории, непригодные для лесных сообществ, и соответствующие им группы специализированных трав, неспособные к обитанию в составе лесных сообществ (рис. 3). Они специализированы для обитания в составе открытых травных сообществ (рис. 4). И они не могли быть одинаковыми на разных широтах: адаптивные процессы в условиях холода и сухости сопряженной с жарой столь различны, что определили становление и экспансию травных сообществ холодных и жарких равнин. Их доминантами оказались растения, принадлежащие к радикально различным адаптивным типам и таксономическим группам (табл. 2). Антитезой для C_4-трав стали не примитивные их C_3-предшественники, а не менее специализированные травы, близкие им по времени становления (Гамалей, 1990, 2004). Адаптогенез обеих групп следует рассматривать вместе как две дивергентные линии эволюции трав (рис. 4). Обе возникли на последней волне адаптогенеза, одна — как ответ на похолодание климата, другая — на его аридизацию. Несмотря на глобальный характер климатических перемен, и тот и другой процессы происходили достаточно локально.

Травы жарких равнин. Отличительный признак — C_4-синдром. Он обнаружен в 18 семействах, 487 родах, у 7300 видов (табл. 2, правый столбец). Каскадный механизм концентрации углекислоты компенсирует ее низкую концентрацию внутри тканей листа в связи с закрытыми жарой и водным дефицитом устьицами. Температурные кривые фотосинтеза у этой группы трав находятся в области значи-

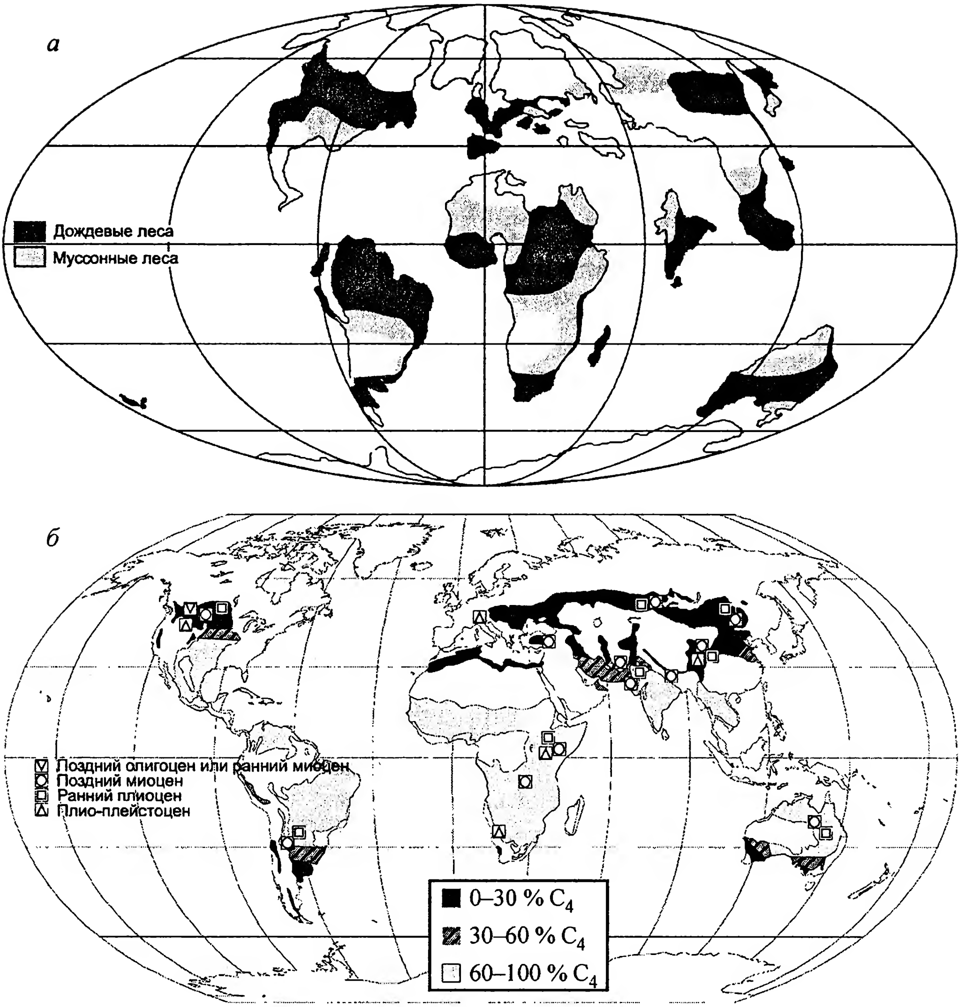


Рис. 3. Этапы климатического адаптогенеза растительного покрова планеты.

а — распространение мегатермальных дождевых и муссонных лесов в позднем палеоцене—раннем эоцене (по: Morley, 2007, с изменениями), *б* — распространение C_3- и C_4-трав (по: Ehleringer, 2005, с изменениями).

тельно более высоких температур, чем у C_3-трав (Ehleringer et al., 1997; Ehleringer, Cerling, 2002). Биомы с наиболее высокой концентрацией C_4-трав — саванны, пустыни, солончаки — расположены в области низких широт. На геоботанической карте отчетливо виден градиент распространения C_4-трав: снижение встречаемости от тропиков к более высоким широтам (рис. 3, *б*). По направлению к полюсам они постепенно сменяются C_3-травами, полностью исчезая выше 50-й параллели (Ehleringer, 2005). Их встречаемость падает и по мере подъема в горы, на больших высотах они исключительно редки. Открытые же, т. е. травные сообщества, занимают большие территории и в высоких широтах, и в горах. Какие группы специализированных трав становятся доминирующими, приходя на смену C_4-травам в зонах более холодного климата?

Травы холодных равнин. Контрастная к C_4-травам группа менее известна. В посвященной C_4-растениям литературе она обычно не обсуждается даже

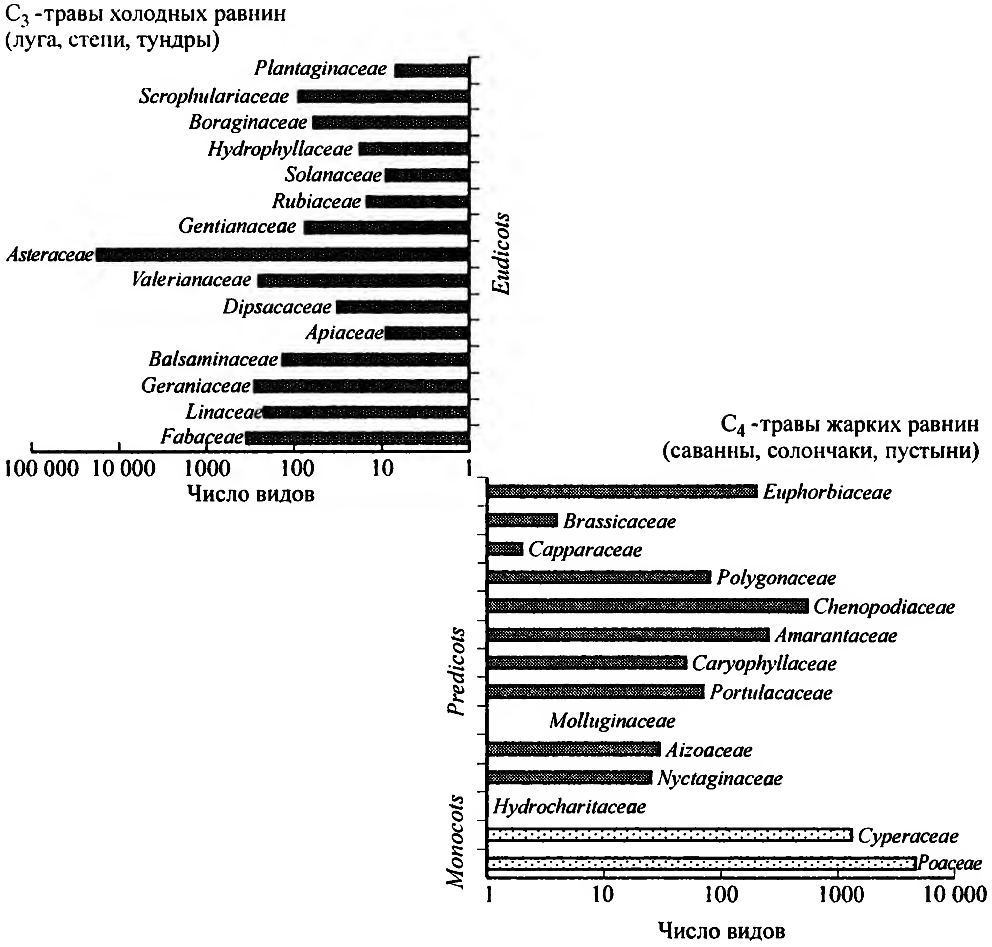


Рис. 4. C_3 и C_4 специализированные травы, доминирующие в травных биомах холодных и жарких равнин высоких и низких широт.

По оси ординат — семейства цветковых растений, по оси абсцисс — число видов (шкала логарифмическая).

в сравнительном ключе. Собирательный диагностический признак этой группы — продвинутый апопластный синдром, компенсация подавляемого холодом симпластного экспорта апопластным. Таксономическое распространение — 20 семейств, 1120 родов, 19 600 видов (табл. 2, левый столбец).

В высоких широтах, где холод является ведущим фактором адаптогенеза, ахиллесовой пятой развития растений становится не столько фотосинтез, сколько подавление холодом оттока и распределения его продуктов. Экспериментально показано, что холод вызывает ригидность актомиозинового цитоскелета, блокирующую развитие эндоплазматической сети и плазмодесм (Гамалей, 2004). Неспособность плазмодесм функционировать при температурах ниже +15 °C подавляет образование и функционирование симпласта. Как следствие нарушаются барьерные свойства тонопласта и ассимиляты выделяются в апопласт (Гамалей, 2007). Их сбор и возврат в симпласт флоэмы — функция специализированных клеток (transfer cells), компенсирующих отсутствие плазмодесм и симпластного русла между мезофиллом и флоэмой. Формирование клеток этого типа во флоэмных тер-

ТАБЛИЦА 2

Распределение групп продвинутых C_3- и C_4-трав в семействах цветковых растений (по: Гамалей 2004, с дополнениями)

Апопластный продвинутый синдром (C_3)	Апопластный примитивный синдром (C_3)	Коронарный синдром (C_4)
20 семейств, 1120 / 19590	40 семейств	18 семейств, 487 / 7300
	MONOCOTS	
—	*Poaceae*	*Poaceae* 372 / 4600
—	*Cyperaceae*	*Cyperaceae* 28 / 1300
—	*Hydrocharitaceae*	*Hydrocharitaceae* 1 / 1
	DICOTS	
—	*Ranunculidae*	—
	CARYOPHYLLIDAE	
—	*Nyctaginaceae*	*Nyctaginaceae* 3 / 25
—	*Aizoaceae*	*Aizoaceae* 5 / 30
—	*Molluginaceae*	*Molluginaceae* 1 / 3
—	*Portulacaceae*	*Portulacaceae* 2 / 70
—	*Caryophyllaceae*	*Caryophyllaceae* 1 / 50
—	*Amaranthaceae*	*Amaranthaceae* 11 / 250
—	*Chenopodiaceae*	*Chenopodiaceae* 45 / 550
—	*Polygonaceae*	*Polygonaceae* 1 / 80
Plumbaginaceae 8 / 17	*Plumbaginaceae*	—
	DILLENIIDAE	
—	*Violaceae*	—
Primulaceae 3 / 6	*Primulaceae*	—
Franceniaceae 1 / 2	*Franceniaceae*	—
Tamaricaceae 1 / 2	*Tamaricaceae*	—
Cistaceae 5 / 12	*Cistaceae*	—
—	*Begoniaceae*	—
—	*Capparaceae*	*Capparaceae* 1 / 2
—	*Brassicaceae*	*Brassicaceae* 2 / 4
—	*Euphorbiaceae*	*Euphorbiaceae* 1 / 200
↓99.8 % от общего числа	*ROSIDAE*	↑98.9 % от общего числа
—	*Saxifragaceae*	—
—	*Crassulaceae*	—
—	*Rosaceae*	—
Fabaceae 90 / 350	*Fabaceae*	—
Linaceae 4 / 221	*Linaceae*	—
Geraniaceae 8 / 280	*Geraniaceae*	—
Balsaminaceae 2 / 135	*Balsaminaceae*	—
—	*Zygophyllaceae*	*Zygophyllaceae* 4 / 33
—	*Nitrariaceae*	—
	CORNIDAE	
Apiaceae 4 / 9	*Apiaceae*	—
Dipsacaceae 7 / 32	*Dipsacaceae*	—
Valerianaceae 5 / 250	—	—

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Апопластный продвинутый синдром (C_3)	Апопластный примитивный синдром (C_3)	Коронарный синдром (C_4)
20 семейств, 1120 / 19590	40 семейств	18 семейств, 487 / 7300
	ASTERIDAE	
—	*Campanulacea*	—
—	*Lobeliaceae*	—
Asteraceae 900 / 18000	—	*Asteraceae* 7 / 37
	LAMIIDAE	
Gentianaceae 21 / 75	*Gentianaceae*	—
Rubiaceae 5 / 15	*Rubiaceae*	—
Solanaceae 3 / 9	*Solanaceae*	—
Hydrophyllaceae 6 / 18	*Hydrophyllaceae*	—
Boraginaceae 24 / 60	*Boraginaceae*	*Boraginaceae* 1 / 9
Scrophulariaceae 20 / 90	*Scrophulariaceae*	*Scrophulariaceae* 1 / 5
Plantaginaceae 2 / 7	*Plantaginaceae*	—

Примечание. Цифрами обозначено число изученных родов / видов, относящихся в семействе к данному синдрому. Расчеты для левой группы семейств сделаны с использованием данных: Pate, Gunning, 1969; Watson et al., 1977; Гамалей, 1990, 2004; для правой: Sage, 2001.

миналях — диагностический признак для всей группы трав холодных равнин: степей, лугов, тундр (Pate, Gunning, 1969; Гамалей, 2004). И эта группа трав объединена общим временем становления: периодами олигоцена и миоцена (Гамалей и др., 2008).

Несмотря на общее время появления (миоцен), обе группы специализированных трав по структурно-функциональным характеристикам, таксономически, географически, климатически, экосистемно четко разграничены. По распределению тех и других внутри подклассов и семейств легко установить, что их представители на уровне семейств практически не встречаются вместе (табл. 2). Более того, они разобщены и на более высоком таксономическом уровне. Проведенная раздельно по группам калькуляция таксонов показала, что 98.9 % видов C_4-трав относится к однодольным и из двудольных — к представителям *Prodicots* из подклассов *Caryophyllidae* и *Dilleniidae*. 99.8 % видов продвинутых C_3-трав — представители *Eudicots* из подклассов *Rosidae*, *Cornidae*, *Asteridae*, *Lamiidae*. Таксономическая линия раздела очень четкая (табл. 2, рис. 4). Географическая и климатическая альтернативность групп не менее выразительна: слишком различны по климату и географически удалены биомы их доминирования. Граница между ними проходит по изотерме на уровне 40—45 параллелей (рис. 3, *б*).

СХОДСТВА И РАЗЛИЧИЯ ДВУХ ЛИНИЙ ЭВОЛЮЦИИ ТРАВ

Сходства. В обеих группах практически нет древесных видов. Каскадный механизм концентрирования углекислоты, так же как и адаптивный перенос транспорта ассимилятов в апопластное русло, связаны с большими энергетическими потерями и редукцией роста. Несмотря на это, обе группы трав отличаются достаточно высокими показателями фотосинтеза и могут иметь высокую продуктивность (она сопоставима для саванн и субальпийских лугов). Обе обладают достаточно высокой устойчивостью, но к противоположному набору природных факторов. C_4-травы сравнительно легко переносят засуху и засоленность, но абсолютно нетерпимы к холоду (Ehleringer, Cerling, 2002; Ehleringer, 2005). Продвинутым C_3-травам холод не страшен, но они чувствительны к сильному засолению или острому дефициту влаги (Pate, Gunning, 1969; Гамалей, 2004). Виды этих групп осваивали альтернативные по климату территории: первые — жаркие и сухие равнины, слагая растительность саванн, солончаков, пустынь; вторые — холодные равнины, формируя растительность лугов, степей, прерий, тундр, высокогорий (рис. 3, 4). Поскольку и тот и другой физиологический синдром относятся к числу энергоемких, обе группы трав теряют все свои адаптивные преимущества в условиях затенения. Доминируя на открытых пространствах, представители обеих практически не заходят под полог леса. Там их сменяют менее специализированные травы.

Различия. 1) Принципиально разная паренхимная обкладка пучков в листьях. Клетки обкладки C_4-растений отличаются высоким содержанием цитоплазмы и особенно высоким содержанием специализированных органелл — хлоропластов, митохондрий, пероксисом. Их содержание значительно выше, чем в клетках мезофилла, а структура используется для детальной диагностики типов C_4-фотосинтеза. Клетки паренхимной обкладки продвинутых C_3-трав могут быть и такими же по величине, но содержание цитоплазмы ничтожно малое (клетки вакуолизированы на 90—95 %), хлоропласты редуцированы по числу и величине относительно клеток мезофилла. Их развитие подавлено транзитом ксилемного экссудата. 2) Наличие или отсутствие transfer cells во флоэме пучков. C_4-травы не содержат transfer cells (за исключением *Flaveria brownii* в сем. *Asteraceae*: Holaday et al., 1984; Monson, 1996). Для апопластных трав наличие этих клеток — основной диагностический признак. 3) Индексы дискриминации: для C_3-трав в диапазоне от –20 до –35, для C_4- — от –15 до –8. 4) Продукты фиксации CO_2, определяемые по включению ^{14}C: у C_3-трав — сахара, у C_4 — в составе первых продуктов фотосинтеза преобладают аспартат ($аC_4$), малат ($мC_4$), аланин (Гамалей и др., 1992).

Адаптивный параллелизм структурно-функциональной эволюции безусловно выражен в каждой группе трав (рис. 4), но не формальный, исходные точки и пути адаптогенеза обеих групп в деталях различны. Обе группы трав производны от примитивных апопластных трав (табл. 2, средний столбец). Становление обеих относится к одной геологической эпохе — миоцену. Одни осваивали зоны холодных открытых пространств и приобрели соответствующие холодной среде адаптивные признаки (отсутствие плазмодесм, компенсирующие их отсутствие transfer cells). Вторые адаптировались к аридным и засоленным открытым пространствам с избытком тепла и недостатком воды, вынуждающим держать устьица в дневное время закрытыми и соответственно приобретать специальные механизмы углекислотного концентрирования. Проблема первых — как обеспечить отток ассимилятов в холодных температурных условиях, при которых симпластный транспорт невозможен. Проблема вторых — как обеспечить фотосинтез углекислотой в жарких условиях, когда ксилемный транспорт подавлен дефицитом воды и устьичный аппарат не функционирует. Для преодоления обеих проблем нашлись соответствующие механизмы, но, как и следовало ожидать, не в одних и тех же таксономических группах растений. Физиологически эти механизмы представляются несовместимыми, альтернативными. И таксономически группы двудольных трав, освоивших условия холодных и жарких открытых равнин, оказались достаточно сильно разобщенными (табл. 2, рис. 4). Таков итог климатического адаптогенеза на разных широтах.

ДАТИРОВКА ПРОИСХОЖДЕНИЯ И ЭКСПАНСИИ ТРАВ И ФОРМИРУЕМЫХ ИМИ СООБЩЕСТВ

Данные о возрасте таксонов и сложенных ими экосистем свидетельствует о том, что новые таксоны и новые экосистемы появляются взаимосвязанно (Muller, 1981; Benton, 1993; Sage, 2001, 2004). Эоцен — эпоха становления не только симпластных древесных двудольных, но и большинства лесных формаций (рис. 3, *а*). Миоцен — время рождения обеих адаптивных групп трав, и новых формаций, пришедших на смену лесным: в низких широтах — саванн, в высоких — лугов и степей (рис. 4). Анализируя табл. 1, следует сделать заключение, что время появления новой адаптивной группы растений и время ее экспансии могут почти совпадать, но чаще они разделены лаг-периодом той или иной продолжительности. Это свидетельствует о том, что в адаптогенезе таксонов задействован один набор механизмов и факторов, а в экспансии — другой, обычно значительно более широкий. В результате экспансия видов и особенно сообществ может задерживаться относительно их появления. Точно так же и коллапс сообществ совсем не обязательно сопровождается полным исчезновением слагающих их видов. Это положение может быть проиллюстрировано на примере групп растений разных адаптивных типов.

Нестабильность климатических условий объясняет высокую степень подвижности зональных границ, экотопов и ареалов растений. Расселение видов и перераспределение адаптивных типов может быть вторичным процессом относительно их происхождения. Мозаичность зональных флор — общеизвестный факт. Наличие внутри их аномалий, включающих группы видов, относящихся к адаптивному типу, несвойственному или редко встречающемуся в данной зоне, — не редкость. Таковы острова неморальной флоры в бореальной зоне. К той же группе фактов могут быть отнесены случаи нахождения C_4-растений в высоких широтах или на больших высотах, а апопластных трав — в тропической зоне. Такие находки нередки, они описаны в литературе. Когда речь идет о закономерностях общего порядка, их можно не принимать во внимание. Но конкретные причины конкретных аномалий распределения адаптивных типов обычно могут быть найдены. Их много, часть из них известна, другие еще предстоит исследовать и понять.

Одна из причин образования внутризональных рефугиумов аномальной растительности вскрыта недавно. В результате разработки методов получения инфракрасных космических изображений высокого разрешения обнаружена геотермальная неоднородность зональных территорий, имеющая мозаичный характер (Горный, Теплякова, 2001). Тепловые потоки той или иной интенсивности, поступающие через разломы земной коры, локально смягчают условия обитания, создавая предпосылки для проникновения в пределы зон групп растений, отличающихся по адаптивному типу от аборигенов. Подвижная геотермальная обстановка, так же как и гидрологическая, могут значительно осложнять картину зонального распределения адаптивных типов растений. Вероятность вторичных перераспределений адаптивных типов растений становится еще большей, а задача исследования механизмов миграции видов и сообществ еще более актуальной.

Судя по групповой встречаемости представителей адаптивных типов в пятнах аномальной для зон растительности, виды мигрируют в ходе позднейших перераспределений не единично, а в составе групп и сообществ. Сходство спектров адаптивных структурно-функциональных типов растений в интразональных сообществах тундровой, таежной и степной зон (Гамалей, 2004) показывает, сколь может быть велика роль интразональной сети в межзональном дрейфе видов и сообществ определенного адаптивного типа. Но главное значение в процессах миграции видов и сообществ имеет, конечно, сходство вновь возникающих условий обитания тем, которые имели место в ходе эволюции при становлении адаптивных типов растений и зональных типов растительности.

ПЕРСПЕКТИВЫ ЭВОЛЮЦИИ C_4-ТРАВ

Техническая революция впервые за историю планеты привела к резкому повышению концентрации CO_2 в атмосфере, по крайней мере во второй половине XX в. она устойчиво растет (Keeling, Whorf, 2000). Прогнозируется, что, даже если удастся существенно снизить техногенные выбросы в атмосферу, уровень углекислоты в ней к концу XXI в. удвоится. Исходя из гипотезы решающей роли концентрации CO_2 для становления C_4-флоры, в литературе широко обсуждаются как возможность постепенного сокращения площадей экосистем с доминированием C_4-трав (Ehleringer, Cerling, 2002; Ehleringer 2005), так и появление новых групп C_4-растений, вплоть до образования лесных формаций из представителей C_4-флоры (Sage, 2004).

Резкое повышение концентрации углекислоты в атмосфере естественно может обратить адаптивные преимущества C_4-флоры в ее проблемы. Парниковый эффект и инициируемое им потепление климата вызовут таяние льдов на полюсах. Экспансия же C_4-трав в конце миоцена и в плиоцене происходила, наоборот, на фоне оледенения полюсов и прогрессирующего иссушения материков (Zachos et al., 2001). Продолжающееся повышение концентрации углекислоты в атмосфере и сопряженные с ним климатические изменения приведут если не к сокращению доли C_4-растений в растительном покрове планеты, то к перераспределению их мест обитания, безусловно (Ehleringer, 2005). Если же в будущем, несмотря на технический прогресс цивилизации, снова возобладает общая для кайнозоя тенденция сокращения углекислоты, новые периоды оледенений неизбежны и появления новых групп C_4-растений нельзя исключить (Sage, 2004).

Оба обсуждаемых сценария выглядят правдоподобно только отчасти. Во-первых, климат планеты никогда особенно стабильным не был. Представители адаптивных типов, возникавших в предшествующие климатические эпохи, после их завершения обычно не изчезали с лица планеты полностью. Например, представители эоценовой «парниковой флоры» и сейчас доминируют в тропической зоне, хотя и не занимают уже той территории, что в эоцене (рис. 3, *а*). Угрозы полного исчезновения, видимо, нет и для миоценовых флор, в том числе C_4-флоры. Во-вторых, как выше показано, ведущим фактором становления C_4-таксонов, особенно их аспартатной группы, была все-таки аридизация климата и вызываемое ею радикальное изменение водного обмена растений. Судя по современному расширению аридных территорий на континентах, тенденция едва ли будет меняться в направлении сокращения открытых равнин с доминированием C_4-трав.

Поскольку уже состоявшиеся таксоны и в новой климатической обстановке чаще всего находят адекватные своим структурно-функциональным свойствам экониши, представляется более конструктивным обсуждать не что может исчезнуть в новых климатических обстоятельствах, а что может в них появиться. Повод подумать, какие новые адаптивные типы растений могут возникать, есть. Например, в сем. *Asteraceae* — молодом, обширном, и, вероятно, продолжающим активно расширяться, — C_4-синдром по индексам дискриминации обнаружен всего у 37 видов, относящихся к 7 родам (Smith, Turner, 1975). Но по результатам анатомических исследований листа среди них найдено несколько видов с комбинацией признаков продвинутых C_3- и C_4-трав (американские виды *Flaveria*: Holaday

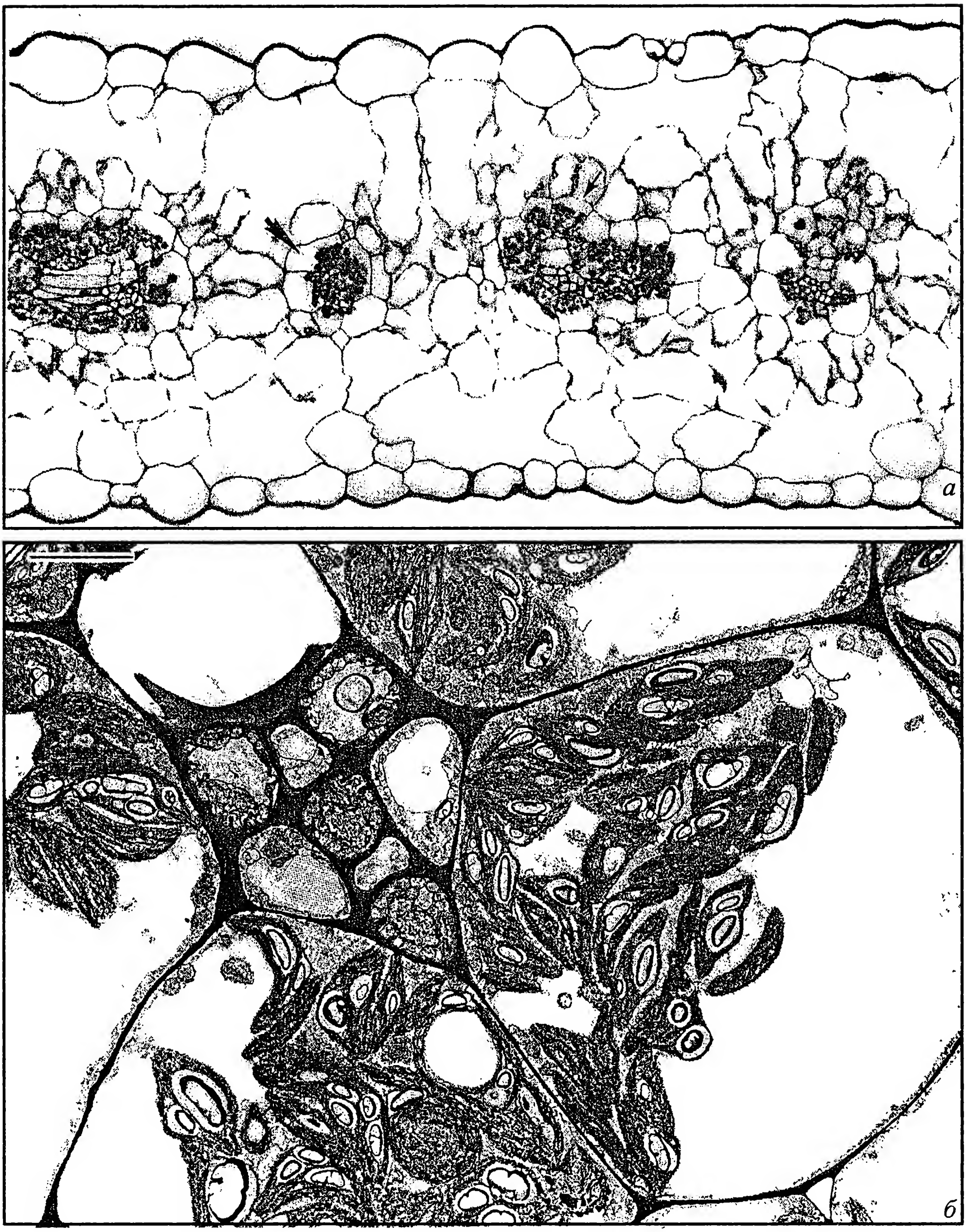


Рис. 5. Комбинирование признаков продвинутых C_3- и C_4-трав у *Flaveria brownii* (*Asteraceae*).
а — коронарная анатомия тканей листа, *б* — терминальная флоэма с transfer cells в качестве спутников ситовидных трубок (из материалов статьи Holaday et al., 1984).

et al., 1984; Monson, 1996; рис. 5). Коронарная анатомия тканей листа свидетельствует об оптимизации внутритканевых условий для фотосинтеза, transfer cells в терминалях флоэмы — для оттока фотосинтатов. Преимущества такого сочетания адаптивных признаков в одном растении не требуют объяснений, но универсальный адаптогенез в природе встречается редко, он маловероятен. Такова, например, была реакция на эту информацию английского ботаника сэра J. Pate, одного из первооткрывателей transfer cells — диагностического признака продвинутых C_3-трав. Будучи знатоком и луговой флоры Северной Ирландии и пустынной флоры Австралии, он не поверил в возможность сочетания transfer cells с коронарной анатомией. Недоумение по поводу этого сочетания вполне можно понять. Один из признаков C_4-растений — подавленность ксилемного транспорта. Трудно представить оптимизацию нисходящего (флоэмного) транспорта на фоне подавленности восходящего (ксилемного) в условиях общей их циркуляции.

Доминанты холодных и жарких равнин эволюционировали под давлением слишком разных факторов и приобрели в процессе адаптации признаки, позволяющие одним обитать в условиях высоких, а другим — низких широт (рис. 3, 4). Теперь, видимо, придется вернуться к этой группе растений с тем, чтобы разобраться более подробно, так ли уж эти адаптивные механизмы несовместимы. Следует выяснить, возможен ли компромисс между адаптивными механизмами, слишком разными по направленности и условиям становления. Нонсенсы — надежные маркеры того, где следует «копать». То, что виды с таким сочетанием признаков существуют (рис. 5) и они молодые, показывает, что компромисс возможен. Молекулярная систематика рода *Flaveria* подтвердила независимое и недавнее (плейстоценовое) происхождение нескольких групп его видов, имеющих признаки C_4-синдрома (Monson, 1996, 2003). Все они различаются по комбинациям признаков C_3- и C_4-трав (Keeley, Rundel, 2003). Может ли стать это направление следующей линией эволюции трав — вопрос, требующий дополнительной информации о других родах *Asteraceae*, имеющих высокие индексы дискриминации (*Pectis*, *Chrisanthellum*, *Eryngiophyllum*, *Isostigma* и др.). Возможно, было бы целесообразно поискать виды с такой же или близкой композицией признаков и в других семействах, например в соседних с *Asteraceae* семействах *Boraginaceae* и *Scrophulariaceae*? Тем более, что в них уже были найдены единичные промежуточные C_3—C_4 виды (Sage et al., 1999). К сожалению, сем. *Asteraceae* исследовалось на предмет встречаемости в нем C_4-видов только американскими специалистами и только на материале американской флоры. Плейстоцен был эпохой последнего значительного оледенения, когда великие американские равнины на большой территории были покрыты ледяным панцирем. Не исключено, что именно с их оледенением связана такая необычная комбинация признаков у американских видов рода *Flaveria* (рис. 5) и, возможно, других молодых родов из этого же семейства. Иной причиной могут быть горы в качестве места их становления. К сожалению, подобной информации для других континентов пока нет.

Усилия ряда групп ученых направлены на создание комбинаций признаков C_4-растений экспериментальными методами молекулярной биологии. Учитывая тенденции современной биологии, это направление наверняка будет развиваться. Теоретически препятствия для создания искусственных C_4-систем оцениваются как преодолимые (Miyao, 2003). Возможно этот научный подход приведет к лучшему пониманию диапазона совместимости признаков C_3- и C_4-специализированных трав.

Заключение

Таксономическое разнообразие трав и травных биомов — следствие непостоянства палеоклиматов и адаптогенеза растений к ним. Как показывает опыт сравнительных исследований, при наличии достаточной информации о прошлом таксонов таксономические различия легко могут быть переведены на язык времени и отсчитаны в его единицах, вдоль его шкалы. Динамика признаков структуры, фотосинтеза, углеводного обмена растений полностью соответствует представлениям о глобальных изменениях климата планеты, ее гидрологической и геотермальной составляющих в кайнозое. Это позволяет по структуре и функциональным свойствам растений в одном направлении восстанавливать хронику климатических событий, в частности геотермального и гидрологического циклов, в другом — определять возраст таксонов.

Миоцен и сопредельные с ним геологические эпохи ознаменованы двумя параллельными трендами эволюции высших растений: а) линией эволюции C_3-трав холодных равнин и б) линией эволюции C_4-трав жарких равнин. Оба тренда распространяются на представителей однодольных и двудольных растений, оба стали следствием ведущих тенденций изменений климата планеты в кайнозое. C_3-травы и производные от них степные и луговые сообщества возникли в ответ на понижение температуры обитания на значительных территориях высоких широт. C_4-травы и формируемая ими растительность саванн, пустынь, солончаков стали адаптивным ответом на аридизацию низких широт.

Обе группы таксонов производны от примитивных апопластных трав. Становление обеих относится к одной геологической эпохе, характеризующейся похолоданием и иссушением климата, его локальной дифференциацией. Одни таксоны осваивали холодные открытые пространства и приобрели соответствующие холодной среде адаптивные признаки: редукция плазмодесм, компенсирующие их отсутствие структуры апопластного переноса. Вторые адаптировались к аридным и засоленным открытым пространствам с избытком тепла и недостатком воды, ограничивающим функционирование устьиц и газообмен через них. Они приобрели специальные механизмы углекислотного концентрирования в тканях листа. Для решения проблемы первых — как обеспечить отток фотосинтатов в холодных условиях, и проблемы вторых — как обеспечить фотосинтез углекислотой в аридных условиях, нашлись соответствующие физиологические механизмы, но, как и следовало ожидать, не в одних и тех же таксономических группах. Эти механизмы альтернативны, а группы трав, освоивших условия холодных и жарких равнин, территориально и таксономически разобщены. Каждая из них может быть наглядным примером параллельного климатического адаптогенеза множества таксонов.

Оба типа травных биомов пришли на смену лесным биомам, площадь которых в конце оцигоцена и миоцене резко сократилась и в низких и в высоких широтах. Эта тенденция продолжается параллельно с климатической тенденцией иссушения и похолодания континентов. Постоянство признаков таксонов в сочетании с непостоянством климата — причина высокой подвижности ареалов. В этом контексте территориальные перераспределения экосистем с участием C_3- и C_4-трав кажутся вполне вероятными в будущем.

Благодарности

Пользуюсь возможностью выразить благодарность Т. А. Глаголевой, М. В. Чулановской, М. В. Пахомовой, С. Н. Шереметьеву, Н. Н. Слемневу, Ц. Шийрэвдамбе, совместно с которыми в разные годы проводились полевые исследования представителей C_3- и C_4-флоры в Туркмении, Монголии, Армении и обрабатывались собранные экспедиционные материалы в БИН. Благодарю

Р. В. Камелина и Н. Н. Цвелёва за консультационную помощь при сборе растений и их определении. Исследования проводились согласно плановой тематике института.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ахметьев М. А. Климат земного шара в палеоцене и эоцене по данным палеоботаники // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. Ред. М. А. Семихатов, Н. М. Чумаков. М., 2004. С. 10—43.

Борзенкова И. И. Изменение климата в кайнозое. СПб., 1992. 248 с.

Вознесенская Е. В., Гамалей Ю. В. Ультраструктурная характеристика листьев с кранц-анатомией // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1291—1307.

Гамалей Ю. В. Флоэма листа. Л., 1990. 144 с.

Гамалей Ю. В. Транспортная система сосудистых растений. СПб., 2004. 422 с.

Гамалей Ю. В. Подвижная сетевая организация пластид и митохондрий в растительных клетках // Цитология. 2006. Т. 48. № 4. С. 271—282.

Гамалей Ю. В. Роль тонопласта клеток мезофилла в определении русла загрузки флоэмы. К 30-летию исследований загрузки флоэмы // Физиология растений. 2007. Т. 54. № 1. С. 5—14.

Гамалей Ю. В., Вознесенская Е. В. Структурные и биохимические типы C_4-растений // Физиология растений. 1986. Т. 33. № 4. С. 802—819.

Гамалей Ю. В., Глаголева Т. А., Чулановская М. В. и др. Экология и эволюция C_4-синдрома в семействах *Chenopodiaceae* и *Poaceae* // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 2. С. 131—159.

Гамалей Ю. В., Пахомова М. В., Шереметьев С. Н. Двудольные мела, палеогена и неогена. Адаптогенез терминальной флоэмы // Журн. общ. биологии. 2008. Т. 69. № 3. С. 220—237.

Горный В. И., Теплякова Т. Е. О влиянии эндогенного тепла Земли на формирование в бореальной зоне локальных ареалов неморальной растительности // ДАН. 2001. Т. 378. № 5. С. 1—4.

Карпилов Ю. С. Фотосинтез ксерофитов (эволюционные аспекты). Кишинев, 1970. 144 с.

Лавренко Е. М. Возраст ботанических областей внетропической Евразии // Избранные труды. СПб., 2000 (1951). С. 569—579.

Мокроносов А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М., 1971. 194 с.

Незговорова Л. А. К вопросу о продуктах фотосинтеза // Физиология растений. 1956. Т. 3. С. 497—507.

Пьянков В. И., Кузьмин А. Н., Демидов Е. Д., Маслов А. И. Разнообразие биохимических путей фиксации CO_2 у растений сем. *Poaceae* и *Chenopodiaceae* аридной зоны Средней Азии // Физиология растений. 1992. Т. 39. № 4. С. 411—420.

Тарчевский И. А., Карпилов Ю. С. К вопросу о природе продуктов кратковременного фотосинтеза // Физиология растений. 1963. Т. 10. С. 229—233.

Чумаков Н. М. Общий обзор позднемезозойского климата и событий // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. Ред. М. А. Семихатов, Н. М. Чумаков. М., 2004. С. 44—51.

Anderson R. C. Evolution and origin of the Central Grassland of North America: climate, fire, and mammalian grazers // The Journal of the Torrey Botanical Society. 2006. Vol. 133. P. 626—647.

Axelrod D. I. Evolution and biogeography of Madrian-Tethian sclerophyll vegetation // Ann. Missouri Bot. Garden. 1975. Vol. 62. P. 280—334.

Benton M. J. The Fossil Record 2. London, 1993. 845 p.

Bredenkamp G. J., Spada F., Kazmierczak E. On the origin of northern and southern hemisphere grasslands // Plant Ecology. 2002. Vol. 163. N 2. P. 209—229.

Brown W. V. The Kranz syndrome and its subtypes in grass systematics // Memoiries of the Torrey Bot. Club. 1977. Vol. 23. P. 1—97.

Carolin R. C., Jacobs S. W. L., Vesk M. The structure of the cells of the mesophyll and parenchymatous bundle sheath of the Gramineae // Bot. J. Linn. Soc. 1973. Vol. 66. P. 259—275.

Carolin R. C., Jacobs S. W. L., Vesk M. Leaf structure in *Chenopodiaceae* // Bot. Jahrb. System. Phlanzen gesch. Phlanzengeogr. 1975. Vol. 95. P. 226—255.

Carolin R. C., Jacobs S. W. L., Vesk M. Kranz cells and mesophyll in the *Chenopodiales* // Austral. J. Bot. 1978. Vol. 26. P. 683—698.

Cerling T. E., Harris J. M., MacFadden B. J., Leakey M. G. et al. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary // Nature. 1997. Vol. 389. N 6647. P. 153—158.

Cerling T. E., Ehleringer J. R., Harris J. M. Carbon dioxide starvation, the development of C_4 ecosystems, and mammalian evolution // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 1998. Vol. 353. N 1365. P. 159—171.

Cerling T. E., Harris J. M., Leakey M. G. Environmentally driven dietary adaptations in African mammals / Ehleringer J. R., Cerling T. E., Dearing M. D. (eds). A history of atmospheric CO_2 and its ef-

fects on plants, animals, and ecosystems. Ecological Studies. 2005. Vol. 177. New York. P. 258—272.

Coppens Y., Pickford M. Early Miocene grassland ecosystem at Bukwa, Mount Elgon, Uganda // Comptes Rendus Palevol. 2002. Vol. 1. Issue 4. P. 213—219.

Culver S. J., Rawson P. F. (Eds). Biotic response to global change: The last 145 million years. 2000. Cambridge. 501 p.

Dengler N. G., Nelson T. Leaf structure and development in C_4 plants // C_4 Plant Biology. Physiological Ecology Series. Eds R. F. Sage, R. K. Monson. San Diego, 1999. P. 133—172.

Ding Z. L., Yang S. L. C_3/C_4 vegetation evolution over the last 7.0 My in the Chinese Loess Plateau: evidence from pedogenic carbonate $\delta^{13}C$ // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2000. Vol. 160. N 3. P. 291—299.

Edwards E. J., Still Ch. J. Climate, phylogeny and the ecological distribution of C_4 grasses // Ecology Letters. 2008. Vol. 11. P. 266—276.

Edwards G. E.,Franceschi V. R., Voznesenskaya E. V. Single cell C_4 photosynthesis versus the dual-cell (Kranz) paradigm // Ann. Rev. Plant Biol. 2004. Vol. 55. P. 173—196.

Ehleringer J. R. The influence of atmospheric CO_2, temperature, and water on the abundance of C_3/C_4 taxa // J. R. Ehleringer, T. E. Cerling, M. D. Dearing (Eds). A history of atmospheric CO_2 and its effects on plants, animals, and ecosystems. Ecological Studies. 2005. Vol. 177. New York. P. 214—231.

Ehleringer J. R., Cerling T. E. C_3 and C_4 photosynthesis // Encyclopedia of Global Environmental Change. Ed. Munn T. Chichester: John Wiley & Sons. 2002. Vol. 2. P. 186—190.

Ehleringer J. R., Cerling T. E., Dearing M. D. Atmospheric CO_2 as a global change driver influencing plant-animal interactions // Integrative and Comparative Biology. 2002. Vol. 42. N 3. P. 424—430.

Ehleringer J. R., Cerling T. E., Helliker B. R. C_4 photosynthesis, atmospheric CO_2, and climate // Oecologia. 1997. Vol. 112. N 3. P. 285—299.

Fox D. L., Koch P. L. Tertiary history of C_4 biomass in the Great Plains, USA // Geology. 2003. Vol. 31. N 9. P. 809—812.

Fox D. L., Koch P. L. Carbon and oxygen isotopic variability in Neogene paleosol carbonates: constraints on the evolution of the C_4-grasslands of the Great Plains, USA // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2004. Vol. 207. P. 305—329.

Freitag H., Stichler W. A remarkable new leaf type with unusual photosynthetic tissue in a central Asiatic genus of Chenopodiaceae // Plant Biology. 2000. Vol. 2. P. 154—160.

Freitag H., Stichler W. Bienertia cycloptera Bunge ex Boiss., Chenopodiaceae, another C_4 plant without Kranz tissue // Plant Biology. 2002. Vol. 4. P. 121—132.

Gibbs M. T., Bluth G. J. S., Fawcett P. J., Kump L. P. Global chemical erosion over the last 250 My: variations due to changes in paleogeography, paleoclimate, and paleogeology // Amer. J. Sci. 1999. Vol. 299. P. 611—651.

Gray J. C., Sullivan J. A., Hibberd J. M., Hanson M. R. Stromules: mobile protrusions and interconnections between plastids // Plant Biology. 2001. Vol. 3. P. 223—233.

Gunning B. E. S. Plastid stromules: video microscopy of their outgrowth, refraction, tensioning, anchroring, branching, bridding, and tip-shedding // Protoplasma. 2005. Vol. 225. P. 33—42.

Haberlandt G. Physiological Plant Anatomy. London, 1884. 450 p.

Hatch M. D., Slack C. R. Photosynthesis by sugar-cane leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation // Biochem. J. 1966. Vol. 101. P. 103—111.

Hatch M. D., Slack C. R. Photosynthetic CO_2-fixation pathways // Ann. Rew. Plant Physiol. 1970. Vol. 21. P. 141—162.

Hepler P. K., Gunning B. E. S. Confocal fluorescence microscopy of plant cells // Protoplasma. 1998. Vol. 201. P. 121—157.

Holaday A. S., Lee K. W., Chollet R. C_3—C_4 intermediate species in the genus *Flaveria*: leaf anatomy, ultrastructure and the effect of O_2 compensation concentration // Planta. 1984. Vol. 160. P. 25—32.

Hoorn C., Ohja T., Quade J. Palynological evidence for vegetation development and climatic change in the Sub-Himalayan Zone (Neogene, Central Nepal) // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2000. Vol. 163, Issues 3—4. P. 133—161.

Jacobs B. F., Kingston J. D., Jacobs L. L. The origin of grass dominated ecosystems // Ann. Missouri Bot. Gard. 1999. Vol. 86. Issue 2. P. 590—643.

Jacobs S. W. L. Review of leaf anatomy and ultrastructure in the *Chenopodiaceae* (*Caryophyllales*) // J. Torrey Bot. Soc. 2001. Vol. 128. P. 236—253.

Janis C. M., Damuth J., Theodor J. M. The species richness of Miocene browsers, and implications for habitat type and primary productivity in the North American grassland biome // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2004. Vol. 207. P. 371— 398.

Janis C. M. An evolutionary history of browsing and grazing ungulates / I. J. Gordon, H. H. T. Prins. (Eds). The Ecology of Browsing and Grazing. Ecological Studies. Berlin, 2007. P. 21—45.

Kandasamy M. K., Meagher R. B. Actin-organelle interaction: association with chloroplast in *Arabidopsis* leaf mesophyll cells // Cell Motility and the Cytoskeleton. 1999. Vol. 44. P. 110—118.

Keeley J. E., Rundel P. W. Evolution of CAM and C_4 Carbon-concentrating mechanisms // Intern. J. Plant Sci. 2003. Vol. 164. P. 55—77.

Keeley J. E., Rundel P. W. Fire and the Miocene expansion of C_4 grasslands // Ecology Letters. 2005. Vol. 8. P. 683—690.

Keeling C. D., Whorf T. P. Atmospheric CO_2 concentrations — Mauna Loa Observatory, Hawaii? 1958—1999. 2000, http://cdiac.esd.ornl.gov/ndps/nd-p001.html.

Kellogg E. A. Phylogenetic aspects of the evolution of C_4 photosynthesis // C_4 Biology. Eds R. F. Sage, R. K. Monson. San Diego, 1999. P. 411—444.

Kellogg E. A. Evolutionary History of the Grasses // Plant Physiology. 2001. Vol. 125. N 3. P. 1198—1205.

Kwok E., Hanson M. R. Plastids and stromules iteract with the nucleus and cell membrane in vascular plants // Plant Cell Rep. 2004. Vol. 23. P. 188—195.

Lear C. H., Elderfield H., Wilson P. A. Cenozoic Deep-Sea Temperatures and Global Ice Volumes from Mg/Ca in Benthic Foraminiferal Calcite // Science. 2000.Vol. 287. N 5451. P. 269—272.

Leibe S., Menzel D. Actomyosin-based motility of endoplasmic reticulum and chloroplasts in *Vallisneria* mesophyll cells // Biol. Cell. 1995. Vol. 85. P. 207—222.

MacFadden B. J. Origin and evolution of the grazing guild in new world terrestrial mammals // Trends in Ecology & Evolution. 1997. Vol. 12. P. 182—187.

MacFadden B. J. Terrestrial mammalian herbivore response to declining levels of atmospheric CO_2 during the cenozoic: Evidence from North American fossil horses (family *Equidae*) // J. R. Ehleringer, T. E. Cerling, M. D. Dearing. (Eds). A history of atmospheric CO_2 and its effects on plants, animals, and ecosystems. Ecological Studies. 2005. Vol. 177. New York. P. 273—292.

Menzel D. An interconected plastidom in *Acetobularia*: implications for the mechanism of chloroplast motility // Protoplasma. 1994. Vol. 179. P. 166—171.

Merceron G., Blondel C., Brunet M. et al. The Late Miocene paleoenvironment of Afghanistan as inferred from dental microwear in artiodactyls // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2004. Vol. 207. P. 143—163.

Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. Oxford, 1950. 2 vols.

Miyao M. Molecular evolution and genetic engineering of C_4 photosynthetic enzymes // J. Exper. Bot. 2003. Vol. 54. P. 179—189.

Monson R. K. The use of phylogenetic perspective in comparative plant physiology and developmental biology // Ann. Mol. Bot. Gard. 1996. Vol. 83. P. 3—16.

Monson R. K. Gene duplication, neofunctionalization, and the evolution of C_4 photosynthesis // Intern. J. Plant Sci. 2003. Vol. 164. P. 43—54.

Morgan M. E., Kingston J. D., Marino B. D. Carbon isotopic evidence for the emergence of C_4 plants in the Neogene from Pakistan and Kenia // Nature. 1994. Vol. 367. P. 162—165.

Morley R. J. Cretaceous and Tertiary climate change and the past distribution of megathermal rainforests // Bush M. B., Flenley J. R. Tropical rainforest responses to climatic change. 2007. Berlin; Heidelberg; New York. P. 1—31.

Muller J. Fossil pollen record of extant angiosperms // Bot. Rev. 1981. Vol. 47. N 1. P. 1—142.

Pate J. S., Gunning B. E. S. Vascular transfer cells in Angiosperm leaves. A taxonomic and morphological survay // Protoplasma. 1969. Vol. 68. P. 135—156.

Pearcy R. W., Bjorkman O., Caldwell M. M. et al. Carbon gain by plants in natural environments // BioScience. 1987. Vol. 37. P. 21—29.

Pyankov V. I., Black C. C., Artyusheva E. G. et al. Features of photosynthesis in *Haloxilon* species of Chenopodiaceae that are dominant plants in central Asian deserts // Plant Cell Physiol. 1999. Vol. 40. P. 125—134.

Quade J., Cerling T. E., Bowman J. R. Development of Asian monsoon revealed by marked ecological shift during the latest Miocene in northern Pakistan // Nature. 1989. Vol. 342. N 6246. P. 163—166.

Retallack G. J. Grassland ecosystems as a biological force in dusty dry regions // Dust aerosols. loess soils and global change. A. J. Busacca (ed.). Washington State University. Washington, 1998. P. 171—174.

Retallack G. J. Cenozoic expansion of grasslands and climatic cooling // Journ. Geology. 2001. Vol. 109. N 4. P. 407—426

Retallack G. J. Late Oligocene bunch grassland and early Miocene sod grassland paleosols from central Oregon, USA // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palacoecology. 2004. Vol. 207. P. 203—237.

Sage R. F. Environmental and evolutionary preconditions for the origin and diversification of the C_4 photosynthesis syndrome // Plant Biology. 2001. Vol. 3. P. 202—213.

Sage R. F. C_4 photosynthesis in terrestrial plants does not require Kranz anatomy // Trends in Plant Sci. 2002. Vol. 7. P. 283—285.

Sage R. F. The evolution of C_4 photosynthesis // New Phytologist. 2004. Vol. 161. P. 341—370.

Sage R. F. Atmospheric CO_2, environmental stress, and the evolution of C_4 photosynthesis // A history of atmospheric CO_2 and its effects on plants, animals, and ecosystems. Ecological Studies. J. R. Ehleringer, T. E. Cerling, M. D. Dearing (Eds). New York, 2005. P. 185—213.

Sage R. F., Li M.-R., Monson R. K. The taxonomic distribution of C_4 photosynthesis // C_4 Plant Biology. Eds R. F. Sage, R. K. Monson. San Diego, 1999. P. 313—373.

Smith B. N., Turner B. L. Distribution of Kranz syndrome among Asteraceae // Amer. J. Bot. 1975. Vol. 62. N 2. P. 541—545.

Strömberg C. A. E. Using phytolith assemblages to reconstruct the origin and spread of grass-dominated habitats in the great plains of North America during the late Eocene to early Miocene // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2004. Vol. 207. P. 239—275.

Strömberg C. A. E. Decoupled taxonomic radiation and ecological expansion of open-habitat grasses in the Cenozoic of North America // PNAS. 2005. Vol. 102. N 34. P. 11 980—11 984.

Strömberg C. A. E. Evolution of hypsodonty in equids: testing a hypothesis of adaptation // Paleobiology. 2006. Vol. 32. P. 236—258.

Strömberg C. A. E., Werdelin L., Friis E. M., Saraç G. The spread of grass-dominated habitats in Turkey and surrounding areas during the Cenozoic: Phytolith evidence // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2007. Vol. 250. P. 18—49.

Thole V., Rawsthorne S. Efficient regeneration systems for two closely related *Moricandia* species possessing a C_3 or C_3—C_4 intermediate photosynthetic character // Plant Cell Rep. 2003. Vol. 21. P. 707—712.

Tipple B. J., Pagani M. The early origins of terrestrial C_4 photosynthesis // Ann. Rew. Earth Planet. Sci. 2007. Vol. 35. P. 435—461.

Traverse A. Paleopalynology, second edition. Dordrecht: Springer. 2007. 813 p.

Veizer J., Ala D., Azmy K. et al. $^{87}Sr/^{86}Sr$, $\delta^{18}O$ and $\delta^{13}C$ evolution of phanerozoic seawater // Chem. Geol. 1999. Vol. 161. P. 59—88.

Ueno O. Immunogold localization of photosynthetic enzymes in leaves of *Aristida latifolia*, a unique C_4 grass with a double chlorenchymatous bundle sheath // Physiol. Plantarum. 1992. Vol. 85. P. 189—196.

Ueno O., Wada Y,. Wakai M., Bang S. W. Evidence from photosynthetic characteristics for the hybrid origin of *Diplotaxis muralis* from a C_3—C_4 intermediate and a C_3 species // Plant Biology. 2006. Vol. 8. P. 253—259.

Voznesenskaya E. V., Franceschi V. R., Pyankov V. I., Edwards G. E. Anatomy, chloroplast structure and compartmentation of enzymes relative to photosynthetic mechanisms in leaves and cotyledons of species in the tribe *Salsoleae* (*Chenopodiaceae*) // J. Exper. Bot. 1999. Vol. 50. P. 1779—1795.

Voznesenskaya E. V., Franceschi V. R., Kiirats O. et al. Kranz anatomy is not essential for terrestrial C_4 plant photosynthesis // Nature. 2001. Vol. 414. P. 543—546.

Voznesenskaya E. V., Franceschi V. R., Chuong S. D. X., Edwards G. E. Functional characterization of phosphoenolpyruvate carboxikinase type C_4 leaf anatomy: Immuno, cytochemical and ultrastructural analyses // Ann. Bot. 2006. Vol. 98. P. 77—91.

Voznesenskaya E. V., Chuong S. D. X., Koteyeva N. K. et al. Structural, biochemical, and physiological characterization of C_4 photosynthesis in species having two vastly different types of Kranz anatomy in genus *Suaeda* (*Chenopodiaceae*) // Plant Biology. 2007. Vol. 9. P. 745—757.

Wang Y., Ding T. A 25 m.y. isotopic record of paleodiet and environmental change from fossil mammals and paleosols from the NE margin of the Tibetan Plateau // Earth and Planetary Science Letters. 2005. Vol. 236. P. 322—338.

Wang Y., Cerling T. E., MacFadden B. J. Fossil horses and carbon isotopes: new evidence for Cenozoic dietary, habitat, and ecosystem changes in North America // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 1994. Vol. 107. P. 269—279.

Wang L., Lü H. Y., Wu N. Q. et al. Palynological evidence for Late Miocene–Pliocene vegetation evolution recorded in the red clay sequence of the central Chinese Loess Plateau and implication for palaeoenvironmental change // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2006. Vol. 241. P. 118—128.

Watson L., Pate J. S., Gunning B. E. S. Vascular transfer cells in leaves of *Leguminosae — Papilionoidae* // Bot. J. Linn. Soc. 1977. Vol. 74. N 2. P. 123—130.

Winter K. C_4 plants of high biomass in arid regions of Asia: occurrence of C_4 photosynthesis in *Chenopodiaceae* and *Polygonaceae* from the Middle East and USSR // Oecologia. 1981. Vol. 48. P. 100—106.

Woodward F. I., Lomas M. R., Kelly C. K. Global climate and the distribution of plant biomes // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 2004. Vol. 359. N 1450. P. 1465—1476.

Zachos J., Pagani M., Sloan L., Thomas E., Billups K. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 ma to present // Science. 2001. Vol. 292. N 5517. P. 686—693.

SUMMARY

Two parallel trends of plant ecological evolution are characteristic for the Miocene and accompanying geological eras: (a) the line of the evolution of C_3 herbs of cool plains, and (b) the line of the evolution of C_4 herbs of hot plains. Both trends resulted from leading tendencies in climate changes at that time. C_3 herbs and produced by them steppe and meadow biomes have arisen as a reply to temperature decreasing on vast areas of high latitudes. C_4 herbs and the vegetation of savanna and deserts formed by them have appeared as a reply to water deficit and sun surplus of low latitudes. The problems of the formers, namely photosynthate distribution in cold conditions, and the latters, i. e increase of the CO_2 concentration in leaf tissues when stomata had closed in arid conditions, were decibed by structural and physiological plant specialization. The adaptive mechanisms are alternative, and the groups of herbs dominating in conditions of cold and hot plains are separated spacially and taxonomically. 98.9 % of C_4 herbs are represented by Monocots and Prodicots, and 99.8 % of advanced C_3 herbs by Eudicots. Adaptive parallels in phylogenetic lines can be seen inside the both groups of herbs. The both types of herbaceous biomes have come to change the forest biomes, which areas decreased strongly at all latitudes. This tendency develops in parallel to climate trends of continent cooling and aridization.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.259

© И. Н. Жилкина

РОД *VAUCHERIA* (*XANTHOPHYCEAE*) В МОЛДАВИИ

I. N. SCHILKINA. THE GENUS *VAUCHERIA* (*XANTHOPHYCEAE*) IN MOLDOVA

Тираспольский государственный педагогический институт им. Т. Г. Шевченко
г. Тирасполь, ул. 25 Октября, 128

Поступила 14.09.2006
Окончательный вариант получен 29.01.2008

Выявлено 17 видов и 4 формы *Vaucheria* на территории Молдавии. Приводятся список и политомический ключ для их определения. Обсуждаются биологические, фенологические, экологические особенности видов, а также основные направления приспособлений к наземному существованию.

Ключевые слова: *Vaucheria*, виды, экология, фенология, репродуктивные органы, ризоиды, Молдавия.

Виды *Vaucheria* широко распространены в пресных и соленых водах, а также на суше. На морских мелководьях они занимают большие территории. В пресных водоемах образуют пятна сплошного покрытия, в проточных — плотные подушки. Успешно развиваются они и в условиях культуры. Несмотря на широкое распространение ее *Vaucheria*, данные о ее практическом применении немногочисленны. Имеются сведения о содержании в нитях *Vaucheria dichotoma* витамина B_{12}, ростовых веществ, аминокислот и других органических веществ (Ericson, Lewis, 1953). Известно, что такие виды, как *V. walzii*, *V. dichotoma*, *V. sessilis*, выносят сильное загрязнение воды. Экспериментальные данные Э. А. Гилевой (1963) показали, что *V. terrestris* характеризуется необычайно высокими коэффициентами накопления радиоизотопов химических элементов, особенно серы, фосфора, рутения, церия, иттрия, прометия и ртути. *V. debaryana*, *V. dichotoma* способны переводить растворимые соли кальция в нерастворимые соединения. Подобные данные предполагают возможность использовать виды *Vaucheria* для биологической очистки природных вод, а также в медицине и пищевой промышленности.

Для России к настоящему моменту известно 16 видов и форм *Vaucheria* (Зауер, 1980), в то время как в мире их выявлено около 120 (Rieth, 1980). Только в Балтийском море их встречено 17 видов (Nielsen et al., 1995). В Молдавии было известно всего 3 вида. Нами найден 21 таксон (17 видов и 4 формы).

Материалы и методика исследований

Была обследована часть территории республики: берега Днестра от Кучурганского лимана до с. Наслава, районы: Днестровский, Слободзейский, Новоаненский, Ниспоренский, Кагульский, Каларашский, Сорокский, Окницкий, Дондюшанский, Унгенский, Вулканештский.

Исследования проводили в течение 8 лет как на стационарных площадках, заложенных в различных местообитаниях, так и при маршрутных сборах. Исследованы окрестности 37 населенных пунктов и взято около 300 проб. На стационарных площадках пробы брали ежемесячно и в тот же день просматривали с помощью микроскопов МБИ-6 и Биолам, бинокулярной лупы БМ-51. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4. Фотографирование объектов проводилось фотоаппаратом Зенит-3М на микроскопе МБИ-6. Вегетативные нити водорослей помещали в различную стеклянную посуду (чашки Коха, чашки Петри, химические стаканы, пробирки, банки) при различном освещении. Интенсивность освещения измеряли с помощью люксметра. Для удобства работы была изготовлена игла с загнутым кончиком, что позволило брать отдельные нити вместе с гаметангиями и помещать для изучения на предметные стекла, не повреждая их. При маршрутных исследованиях пробы изучали в тот же день и фиксировали в 0.01%-м растворе формалина.

Для определения видов использовали определители Я. Я. Вальца (1865), W. Heering (1921), Л. И. Курсанова (1953), K. Starmach (1972), Л. М. Зауера (1977, 1980), A. Rieth (1980).

Культивирование *Vaucheria*

Для получения вегетативной массы и стимуляции образования гаметангиев были апробированы методики культивирования, предложенные целым рядом авторов (Klebs, 1896; Götz, 1897; Ernst, 1904; Heering, 1907; Успенский, 1925; Kaloc, 1938; Rieth, 1956, 1980; Müller, 1968, и др.). По имеющимся данным виды *Vaucheria* успешно вегетируют в растворе Кнопа, в его различных модификациях. Виды, обитающие на почве, рекомендуется помещать в чашки Петри на различные субстраты, например простерилизованную почву, агар-агар, и заливать их дождевой водой. Для быстрого получения гаметангиев предлагается использовать 2—5%-й раствор сахарозы или глюкозы.

Нами были подобраны наиболее приемлемые питательные растворы для выращивания вегетативной массы и гаметангиев. Оказалось, что успешно культивируются в питательных растворах виды, обитающие в воде. Из таких видов были изучены *V. dichotoma* и *V. walzii*. Опыты показали, что для каждой популяции необходимо подбирать конкретную концентрацию солей. К примеру, нити тираспольской популяции *V. dichotoma* нормально развивались в 10%-м растворе Кнопа, нити кучурганской популяции в 10%-ном растворе погибали, но хорошо развивались в нормальном растворе Кнопа. Вероятнее всего, в естественных условиях имеет место наличие экологических рас, о чем писал D. Mollenhauer (1971).

Попытки культивирования водорослей, обитающих на почве, не всегда были успешными. Дернины, взятые вместе с почвой и помещенные в чашки Петри или чашки Коха, сначала давали быстрый рост, а затем происходило их поражение грибами, в основном фикомицетами, или насекомыми. Все нити погибали до образования гаметангиев. Для быстрого получения гаметангиев наиболее удачным оказалось помещение небольшого количества нитей в чашки Петри и их содержание в тонком слое дистиллированной воды при непрерывном освещении в 200—240 люкс в специальном шкафу или на хорошо освещенном окне. Гаметангии при таком культивировании появлялись на 3—6-й день. Для их получения можно также использовать 1—2%-й раствор глюкозы. Оогонии и антеридии, полученные в условиях культуры, были идентичны таковым из естественных местообитаний.

Результаты и обсуждение

В список таксонов, обнаруженных в Молдавии, включены только те виды и формы, определение которых не вызывало сомнений.

Сем. *VAUCHERIACEAE* (S. Gray) Dumor

Род *VAUCHERIA* DC.

Секция *Piloboloideae* Walz emend. Nordst.

1. *V. litorea* Hofm. et Ag.

Секция *Woroninia* Solms-Laubach

2. *V. dichotoma* (L.) Ag.

Секция *Tubuligerae* Walz

3. *V. aversa* Hass.

Секция *Corniculatae* Walz

4. *V. sessilis* (Vauch.) DC. f. *sessilis* (*V. sessilis* f. *genuina* Hansg.)
5. *V. sessilis* f. *repens* (Hass.) Hansg. (*V. repens* Hass.)
6. *V. sessilis* f. *clavata* (Klebs) Heer. (*V. clavata* Klebs)
7. *V. sessilis* f. *iowense* Prescott
8. *V. orthocarpa* Reinsch. (*V. sessilis* f. *orthocarpa* (Reinsch) Heer.)
9. *V. borealis* Hirn
10. *V. erythrospora* Christ.
11. *V. geminata* (Vauch.) DC.
12. *V. walzii* Roth (*V. uncinata* Götz)
13. *V. pseudogeminata* Dang.
14. *V. verticillata* Meneg. Sensu Kutz.
15. *V. undulata* Jao
16. *V. terrestris* (Vauch.) Götz
17. *V. hamata* (Vauch.) Götz (*V. prona* Christ.)

Секция *Anomale* Hansg.

18. *V. woroniniana* Heer. f. *woroniniana* (*V. canalicularis* (L.) Christ.)
19. *V. woroniniana* f. *quadripora* Rieth
20. *V. debaryana* Woronin (*V. cruciata* (Vauch.) DC.)

Секция *Heeringia* Blum

21. *V. arrhyncha* Heid. (*Vaucheriopsis uncinata* (Kütz.) Zauer)

Определение видов *Vaucheria* возможно только при наличии гаметангиев и ооспор. Наиболее удобны политомические ключи, которые дают возможность полного сравнения объектов по одним и тем же признакам и бóльшую степень объективности, позволяют выявить комплекс признаков, отличающих один так-

ТАБЛИЦА 1

Определительная таблица для таксонов рода *Vaucheria*

Таксоны	Группы признаков														
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV
V. sessilis f. *clavata*	1	2	3	3	4	1	1	3	1	1	1	4	2	1	1
V. sessilis f. *sessilis*	1	2	3	3	4	1	1	3	1	2	1	4	2	1	1
V. sessilis f. *repens*	1	2	3	3	4	1	1	3	1	3	1	4	2	1	1
V. orthocarpa	1	2	3	3	4	2	1	1	2	1	1	4	6	1	1
V. sessilis f. *iowense*	1	2	4	3	4	1	1	3	1	2	1	4	2	1	1
V. terrestris	1	2	6	3	1	4	3	2	1	4	1	4	3	1	3
V. erythrospora	1	2	6	3	1	4	1	1	1	2	1	3	2	2	3
V. geminata	1	2	6	3	1	4	3	3	1	2	1	4	4	2	2
V. hamata	1	2	6	3	1	4	3	3	1	4	1	4	3	1	2
V. pseudogeminata	1	2	6	3	1	4	3	3	2	2	1	2	6	2	3
V. verticillata	1	2	6	3	1	4	4	3	1	2	2	4	2	1	3
V. woroniniana	1	2	6	4	2	4	3	3	1	2	1	2	4	1	2
V. woroniniana f. *quadripora*	1	2	6	5	3	4	3	3	1	2	1	2	4	1	3
V. debaryana	1	2	6	5	3	4	3	3	1	1	1	4	2	1	3
V. undulata	1	3	6	3	1	4	3	3	2	4	1	2	3	1	2
V. dichotoma	2	1	2	1	1	1	1	4	1	1	1	3	5	1	3
V. litorea	2	1	5	2	3	3	1	4	1	2	1	4	2	3	3
V. aversa	2	2	1	2	4	1	1	1	2	7	1	4	4	4	1
V. borealis	2	2	1	3	4	4	1	3	1	3	1	4	2	2	3
V. arrhyncha	2	2	6	2	1	4	3	3	3	4	2	1	1	1	3
V. walzii	2	2	6	3	1	4	4	3	1	6	2	4	3	1	2

сон от другого. Такой определитель еще удобен тем, что в него можно включать новые виды, увеличивая число рядов и число признаков. На основе методики составления политомических ключей, предложенной Б. Е. Балковским (1964), сделана попытка создания такого определителя для видов *Vaucheria* Молдавии.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ТАКСОНОВ *VAUCHERIA*

I группа признаков — *средний диаметр вегетативных нитей*:
— тонкие (20—70 мкм) 1
— толстые (более 70 мкм) 2
II группа признаков — *пол и строение поверхности нитей*:
— однополые, гладкая 1
— обоеполые, гладкая 2
— обоеполые, волнистая 3
III группа признаков — *положение антеридиев на основных нитях*:
— сидячие, на одной стороне 1
— сидячие, по обеим сторонам 2
— на ножке, на одной стороне 3
— на ножке, по обеим сторонам 4
— на пустой клетке 5
— на генеративной ветви 6
IV группа признаков — *форма антеридиев*:
— овальная или яйцевидная 1
— цилиндрическая прямая или слегка изогнутая 2
— трубковидная, согнутая или спирально закрученная с одним отверстием 3
— Т-образная, с поперечной трубкой, на концах которой имеется по одному отверстию . . . 4
— мешкообразная или подушковидная, с 1—4 выростами 5

V группа признаков — *вскрытие антеридия*:
— одним круглым отверстием . . . 1
— двумя круглыми отверстиями . . . 2
— тремя и более круглыми отверстиями . . . 3
— неправильной щелью с дальнейшим разрывом верхушки . . . 4

VI группа признаков — *положение оогониев на нити*:
— сидячие или на коротких ножках (менее 10 мкм) . . . 1
— на длинных ножках (более 10 мкм) . . . 2
— на специальной клетке . . . 3
— на генеративных ветвях . . . 4

VII группа признаков — *число оогониев на основной нити и ее ветвях*:
— одиночные или парные на основной нити . . . 1
— большими группами на основной нити . . . 2
— одиночные или парные на генеративной ветви . . . 3
— более двух на генеративной ветви . . . 4

VIII группа признаков — *положение оогониев относительно антеридия*:
— выше антеридия или рядом с ним . . . 1
— выше антеридия, нависает над ним . . . 2
— ниже антеридия или на одном уровне . . . 3
— на разных нитях . . . 4

IX группа признаков — *наличие клювика или папиллы у оогония*:
— имеется небольшой клювик или папилла . . . 1
— клювик хорошо развит . . . 2
— клювик отсутствует . . . 3

X группа признаков — *направление клювика по отношению к основной нити*:
— вертикально вверх . . . 1
— косо вверх . . . 2
— параллельно . . . 3
— косо вниз . . . 4
— вертикально вниз . . . 5
— в различных направлениях, отвернут от антеридия . . . 6
— в различных направлениях, повернут к антеридию . . . 7

XI группа признаков — *наличие и длина ножки оогония*:
— отсутствует или короткая (меньше или равна оогонию) . . . 1
— более длины оогония . . . 2
— имеется ножка с добавочной клеткой . . . 3

XII группа признаков — *цвет ооспор*:
— зеленый . . . 1
— сначала зеленый, затем бледно-желтый . . . 2
— темно-коричневый или кирпичный . . . 3
— бледно-желтый с пигментными пятнами . . . 4

XIII группа признаков — *число слоев оболочки ооспоры*:
— 2 слоя . . . 1
— 3 слоя . . . 2
— 3 слоя, средний более толстый . . . 3
— 3 слоя, средний тонкий . . . 4
— 3 слоя, все тонкие . . . 5
— 4—7 и более слоев . . . 6

XIV группа признаков — *положение ооспоры в оогонии*:
— заполняет оогоний полностью . . . 1
— свободным остается клювик . . . 2
— свободны низ и клювик . . . 3
— свободна нижняя часть . . . 4
— лежит свободно, «парит» в оогонии . . . 5

XV группа признаков — *бесполое размножение*:
— зооспорами . . . 1
— апланоспорами . . . 2
— неизвестно . . . 3.

Далее — см. табл. 1.

Некоторые биологические особенности видов *Vaucheria*

Для видов *Vaucheria* характерна довольно высокая скорость роста. Нити *V. dichotoma*, погруженные в воду и имеющие длину 40—45 см, за сутки вырастают на 0.5—1.2 см. Та же скорость роста нитей наблюдается и у видов, обитающих на почве. Для выяснения скорости роста *V. dichotoma* были взяты фрагменты нитей разных размеров, которые помещались в чашки Петри с 10%-м раствором Кнопа, в каждую по 10 фрагментов одной длины. Полученные через неделю результаты представлены в табл. 2.

Все фрагменты нитей независимо от длины характеризовались значительным приростом, однако при этом многие короткие фрагменты погибали. Таким образом, нити *V. dichotoma* могут легко переносить фрагментацию, но существует минимальная их длина, при которой они выживают.

В другом опыте нити 10 см дл. были помещены в чашки Петри с 10%-м раствором Кнопа. За 3 дня они выросли на 2.5 см, и на них появились боковые выросты. Через 4 недели, когда воды в чашке Петри стало мало, ее дно было покрыто сплошным войлоком из ветвящихся нитей *V. dichotoma*. Интересно, что в естественных водоемах ветвящиеся нити у этого вида встречаются редко, только оказавшись на влажной земле, они обильно ветвятся и образуют плотный войлок и тем самым какое-то время сохраняют влагу.

К размножению виды *Vaucheria* обычно приступают при неблагоприятных условиях, таких как повышение сухости субстрата, недостаток азотистых соединений, резкое понижение или повышение температуры воды или почвы, заморозки, изменение освещения и т. п. В благоприятных условиях они вегетируют в стерильном состоянии.

Для выяснения влияния отдельных солей на размножение *V. dichotoma* ее нити помещались в растворы следующего состава: 1) контроль — 10%-й раствор Кнопа; 2) 10%-й раствор Кнопа без нитратов; 3) 10%-й раствор Кнопа без солей кальция; 4) 10%-й раствор Кнопа без фосфатов; 5) 10%-й раствор Кнопа без сульфатов.

Опыт показал, что при отсутствии в среде нитратов водоросль приступает к размножению и образует гаметангии. В контрольной пробирке и в пробирке без сульфатов она продолжала вегетировать. В пробирках без солей кальция и сульфатов *V. dichotoma* погибала, так как поражалась грибами.

В другом опыте нити *V. dichotoma* помещались в 3 чашки Петри. В первой чашке находилась дистиллированная вода, во второй — 2%-й раствор глюкозы, в третьей — 10%-й раствор Кнопа. Чашки были помещены на окно, освещенное солнцем. В первой чашке формирование гаметангиев началось через 5 дней, во второй — через 7 дней, в третьей — только на 10-й день. Таким образом, ухудшение питательных свойств среды, яркое освещение, небольшой объем воды способствует ускоренному образованию гаметангиев. В сосудах с большим объемом воды

ТАБЛИЦА 2

Прирост нитей *V. dichotoma* в зависимости от их длины

№ чашки	Длина, см	Прирост длины за неделю, см	Выживаемость, %
1	0.3	0.5—0.6	40
2	0.5	0.7—0.8	50
3	1	2.5—2.6	100
4	2	3.2—3.4	100

и при низком освещении вид находился в состоянии вегетации и не приступал к образованию гаметангиев в течение нескольких лет.

Интенсивное размножение ооспорами и апланоспорами у видов *Vaucheria* наблюдается при резком понижении температуры почвы, в частности при заморозках, а также при подсыхании почвы. Первые заморозки в Молдавии наблюдаются в октябре. При посещении стационарной площадки на берегу Днестра через 3 дня после заморозков было обнаружено, что почва покрыта ооспорами и апланоспорами *V. hamata*, *V. woroniniana*, *V. debaryana*. Некоторые аплоноспоры уже начали прорастать, т. е. именно они способны быстро восстанавливать новые дерновины водорослей.

Такая же картина наблюдается и при высыхании почвы. В окрестностях Тирасполя в середине июля в текущей воде родника вид *V. debaryana* был встречен в вегетативном состоянии, а недалеко от родника на подсыхающей почве наблюдалось массовое образование ооспор. После разлива р. Днестр у *V. terrestris* на освободившейся от воды влажной почве интенсивно развиваются вегетативные нити, образуя сплошной ковер ярко-зеленого цвета. К массовому размножению вид приступает значительно позже при высыхании почвы на многих наблюдаемых участках.

Виды, обитающие на почве, приступают к массовому образованию ооспор в апреле—мае и в октябре—ноябре; в лесных массивах при подсыхании почвы в июне—августе. Виды, встреченные в водоемах, при их высыхании или недостатке нитратов — обычно в июне—июле.

Изучение сезонных изменений видового состава и фенологии видов *Vaucheria* проводились на стационарных площадках: на песчаном берегу Днестра и в небольшом пойменном водоеме.

В пойменном водоеме на берегу Днестра было обнаружено 4 вида *Vaucheria*. В январе—феврале водоем замерзал, и в этот период пробы не брались. В марте после таяния льда было обнаружено 2 вида: *V. debaryana* и *V. woroniniana*. В начале апреля они приступали к массовому образованию ооспор. В апреле водоем подпитывался водами разлившегося Днестра. В мае появляются еще 2 вида: *V. walzii* и *V. geminata*. Все виды с мая по август вегетировали. К концу августа водоем мелел, *V. geminata* на мелководье образовывала ооспоры. С сентября по декабрь, после формирования ооспор и апланоспор, дерновины всех видов, за исключением *V. debaryana*, исчезают из водоема.

На площадке, заложенной на песчаном берегу Днестра, было обнаружено 6 видов *Vaucheria*. В январе—феврале из-под снега с почвы снимались зеленые нити *V. debaryana* с одиночными гаметангиями. В марте вид приступает к массовому развитию ооспор. Из апланоспор интенсивно развиваются дерновины *V. woroniniana*. В апреле в Днестре начинается подъем воды, и площадка погружается в воду. В мае, после окончания паводка, нити видов *Vaucheria* покрывают ее сплошным ковром. Появляются новые виды: *V. hamata*, *V. undulata*, *V. sessilis*, *V. walzii*. Почва постепенно подсыхает, и большинство видов приступает к массовому образованию ооспор. В июне—июле поверхность почвы суха, виды *Vaucheria* отсутствуют. В августе— сентябре идут дожди, почва увлажняется и на ней опять появляются дерновины видов *Vaucheria*. В октябре—ноябре к массовому образованию ооспор приступают все виды. В декабре обнаружено только 4 вида: *V. debaryana*, *V. woroniniana* в стадии массового спороношения, а *V. sessilis* и *V. hamata* — в стерильном состоянии.

Часто несколько видов обитают в одной дерновине, их нити перепутаны. В различные периоды преобладают то одни, то другие виды. Скрещивания видов, несмотря на их близость, не происходит. В течение многих лет на стационарных площадках встречались одни и те же виды.

Для Молдавии отмечен только один морской вид *V. litorea*, встреченный в лиманах Черного моря (Срединский, 1873). *V. dichotoma* образует оогонии и антеридии только в водоемах с различной степенью солености, и в других регионах она встречается, и в морях. Большинство видов успешно размножается как в воде, так и на влажной почве: *V. woroniniana*, *V. walzii*, *V. debaryana*, *V. arrhyncha*, *V. geminata*, *V. sessilis*. Только на почве были встречены *V. terrestris*, *V. undulata*, *V. hamata*.

Широко распространен в Молдавии вид *V. woroniniana*. Из 37 населенных пунктов и их окрестностей он был встречен в 24, причем в самых различных местообитаниях: на влажной почве в тополевом и грабовом лесах, в воде ручьев, родников, небольших водоемах, по берегам Днестра, на влажных лугах. Обычной является *V. sessilis* с ее формами. Из 37 пунктов они были встречены в 20, а *V. undulata* и *V. hamata* были обнаружены в 16. Остальные виды встречаются значительно реже. В табл. 4 приведены виды, встреченные в различных биотопах.

Наиболее приспособленными к различным местообитаниям оказались виды *V. woroniniana*, *V. walzii*, *V. sessilis*. В лесах были встречены те же виды, что на берегах Днестра и других водоемов. Несколько иным является видовой состав водоемов.

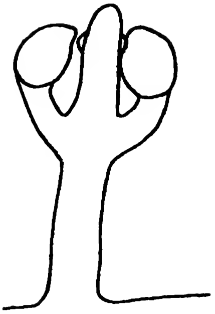
Изменчивость различных признаков у видов *Vaucheria* зависит от условий местообитания. В основном подвержены изменению гаметангии и ооспоры: их размеры, форма, направление клювика по отношению к антеридию, длина ножки. Эти изменения наблюдаются как в одной популяции, так и в разных популяциях. Например, у *V. woroniniana*, обитающей на почве, оба конца антеридия короткие и прямые. В проточной воде родника они более длинные и загнутые (рис. 1, *1*, *2*).

У вида *V. walzii* на заболоченном лугу в окрестностях села Иванча наблюдались различия в количестве оогониев и в положении их клювиков по отношению к основной нити и антеридию. Типичное строение генеративной ветви: 5 оогониев, их клювики направлены вверх почти перпендикулярно или под некоторым углом к основной нити, они противоположны отверстию антеридия. У другой генеративной ветви оогониев 4 верхний отсутствует, клювики оогониев направлены под углом вниз и также противоположны отверстию антеридия. У третьей ветви оогониев 4 ножки их направлены под углом вниз, а клювики обращены к антеридию (рис. 1, *3*—*5*). Такое разнообразие положений оогониев может быть связано с глубиной погружения в воду нитей водоросли.

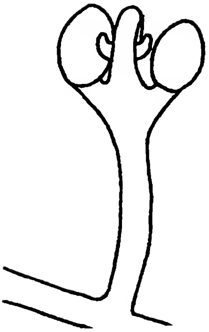
ТАБЛИЦА 3

Виды *Vaucheria* различных биотопов

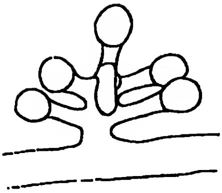
Пойменный лес (на дорогах, на почве, среди деревьев)	Грабовая дубрава (дороги, влажные низины)	Берег Днестра, берега других водоемов	Водоемы
V. terrestris	*V. terrestris*	*V. terrestris*	*V. lithorea*
V. undulata	*V. undulata*	*V. undulata*	*V. dichotoma*
V. hamata	*V. hamata*	*V. hamata*	*V. borealis*
V. pseudogeminata	*V. pseudogeminata*	*V. pseudogeminata*	*V. orthocarpa*
V. woroniniana	*V. woroniniana*	*V. woroniniana*	*V. woroniniana*
V. walzii	*V. walzii*	*V. walzii*	*V. walzii*
V. sessilis f. *sessilis*	*V. sessilis* f. *sessilis*	*V. sessilis* f. *sessilis*	*V. sessilis* f. *sessilis*
V. sessilis f. *repens*	*V. geminata*	*V. sessilis* f. *repens*	*V. geminata*
V. sessilis f. *iowense*	*V. arrhyncha*	*V. sessilis* f. *iowense*	*V. arrhyncha*
V. sessilis f. *clavata*		*V. sessilis* f. *clavata*	*V. debaryana*
V. verticillata		*V. debaryana*	
		V. geminata	



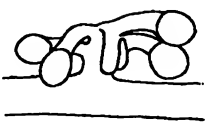
1



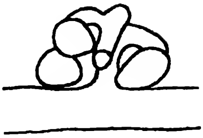
2



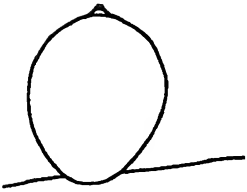
3



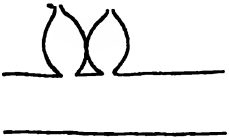
4



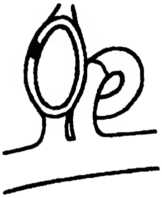
5



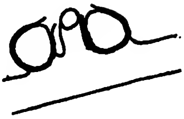
6



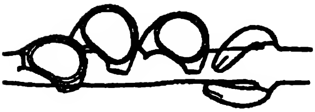
7



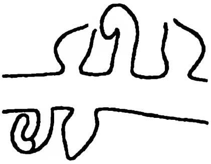
8



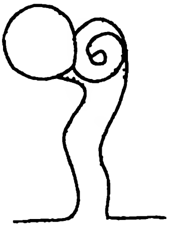
9



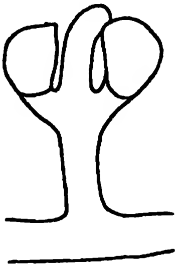
10



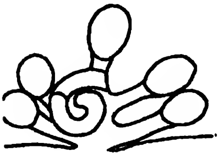
11



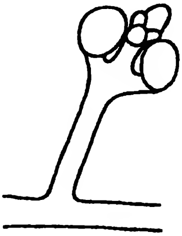
12



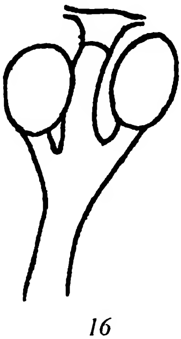
13



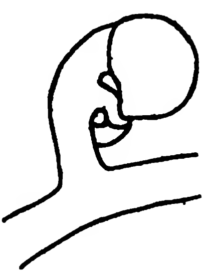
14



15



16



17

Весьма изменчивы форма и размеры оогониев и антеридиев. У фрунзенской популяции *V. debaryana*, обитающей на почве, на берегу пруда оогонии продолговатые (48—52 мкм дл. и 38—44 мкм шир.). У корнештской, встречающейся также на почве, но в ивовом лесу, они почти круглые (36—48 мкм дл. и 32—48 мкм шир.). У ордашевской популяции *V. dichotoma* оогонии и антеридии более крупные, чем у новоанненской, при почти одинаковых размерах нитей.

Приспособление видов к наземному образу жизни

Морфологически нитчатая структура таллома *Vaucheria* не изменилась в течение многих миллионов лет, она оказалась удачной и для жизни на суше. Однако оогамный половой процесс и бесполое размножение зооспорами требует полного погружения нитей в воду. В каком направлении эволюционировали органы размножения *Vaucheria*, приспосабливаясь к наземному образу жизни, можно проследить на видах, встреченных в Молдавии.

При выходе видов *Vaucheria* на сушу при бесполом размножении происходит переход от зооспор к апланоспорам, при половом — от двудомности к однодомности, к сокращению числа антеридиев и увеличению числа оогониев, а значит, и увеличению количества ооспор. Кроме того, наблюдается максимальное сближение отверстий оогониев и антеридиев, при котором для оплодотворения требуется минимальное количество воды. У наземных видов появляются длинные ризоиды.

Типичным представителем двудомных видов является *V. dichotoma* (рис. 1, *6*, *7*). Нити, на которых развиваются оогонии, всегда толще нитей с антеридиями. Размеры оогониев в 3 и более раза превышают размеры антеридиев. Число антеридиев намного больше, чем оогониев. На нити 11.5 см дл. находилось 5 оогониев, а антеридиев на нити 1.4 см дл. — 49. Антеридии продуцируют огромное количество подвижных гамет, что повышает вероятность оплодотворения. Половой процесс осуществляется только на нитях, полностью погруженных в воду.

Более приспособленными к обитанию на влажной почве являются однодомные виды, при этом резко сокращается число антеридиев и увеличивается число оогониев. Виды, у которых гаметангии сидячие или на коротких ножках, бесполое размножение осуществляется зооспорами и только при полном погружении дернины в воду, на почве зооспоры не развиваются. У нитей, оказавшихся на суше, гаметангии располагаются рядом и клювик оогония обращен к антеридию. При отсутствии возможности размножения зооспорами увеличивается число оогониев. Это явление можно проследить у следующих видов: 1 оогоний и 1 антеридий у *orthocarpa*, 2 оогония и 1 антеридий у *V. sessilis* f. *sessilis*, несколько оогониев и 1—2 антеридия у *V. ornithocephata* (рис. 1, *8—10*). Группы гаметангиев могут располагаться как на одной стороне нити, так и на обеих, как у *V. sessilis* f. *iowense* (рис. 1, *11*). У боль-

---

Рис. 1. Гаметангии *Vaucheria*.

1, *2* — *Vaucheria woroniniana*. Генеративная ветвь с прямыми выростами антеридия (*1*) и генеративная нить с длинными и изогнутыми выростами (*2*); *3—5* — *V. walzii*. Оогонии направлены вверх и отвернуты от антеридия (*3*); оогонии направлены вниз и отвернуты от антеридия (*4*); оогонии направлены вниз, но повернуты к антеридию (*5*). *6*, *7* — *Vaucheria dichotoma*. Нить с оогонием (*6*), нить с антеридиями (*7*). *8* — *V. orthocarpa*. Нить с оогонием и антеридием. *9* — *V. sessilis*, f. *sessilis*. 2 оогония и 1 антеридий на одной стороне нити. *10* — *V. ornithocephala*. Группы оогониев и 1 или 2 антеридия (по Гётцу). *11* — *V. sessilis* f. *iowense*. Группы гаметангиев располагаются по обе стороны нити. *12* — *V. undulate*. 1 оогоний и 1 антеридий на генеративной ветви. *13* — *V. geminata*. 2 оогония и 1 антеридий. *14* — *V. walzii*. 5 оогониев и 1 антеридий. *15*, *16* — *V. woroniniana* (*15*), *V. debaryana* (*16*). Выросты на вершине антеридия. *17* — *V. terrestris*. Оогонии нависают над антеридием.

Рис. 2. Ризоиды *Vaucheria hamata.*

шинства видов, обитающих на почве, гаметангии располагаются на генеративных ветвях, а бесполое размножение осуществляется неподвижными апланоспорами, которые способны быстро прорастать, а также переживать зимний период. Генеративная ветвь завершается группой гаметангиев, 1 антеридием и 1—2 или несколькими оогониями. 1 оогоний отмечен у *V. undulata*, 2 — у *V. geminata*, более 2 — у *V. walzii* (рис. 1, *12—14*). Концы выростов антеридия у *V. woroniniana* направлены к клювикам оогониев и максимально приближены к ним (рис. 1, *15*), у *V. debaryana* антеридий располагается непосредственно над оогониями и имеет выросты с отверстиями, так что при их опорожнении мужские гаметы попадают на клювики оогониев (рис. 1, *16*), для чего достаточно минимального количества воды (роса, дождь). У *V. terrestris* оогоний нависает над антеридием и его клювик приближен к отверстию антеридия (рис. 1, *17*).

У ряда видов наблюдается пролиферация генеративных ветвей. У видов, гаметангии которых располагаются на основных нитях, пролиферация происходит редко, лишь у *V. dichotoma* иногда на верхушке оогония появляется более тонкая нить, несущая антеридии. Пролиферацию мы наблюдали у *V. walzii*, *V. terrestris*, *V. pseudogeminata*, *V. arrhyncha*. По литературным данным, она имеет место у *V. geminata*, *V. undulata*, *V. hamata*, *V. woroniniana*, *V. debaryana*, *V. verticillata*

(Rieth, 1980). У одних видов новые генеративные ветви возникают из ножки оогония, у других — из ножки антеридия, у третьих — из клювиков оогониев или из верхушки антеридия. Функция их не совсем ясна. В одних случаях они могут резко увеличивать число ооспор. В других они возникают из нефункционирующих гаметангиев, образуя целые цепочки бесплодных генеративных ветвей (*V. pseudogeminata*).

Ризоиды у морских видов, обитающих на прибрежных скалах в зоне прилива, представлены короткими выростами, выполняющими функцию прикрепления нитей к каменистому грунту. У почвенно-водных и почвенных видов они представлены длинными нитевидными выростами, при этом чем суше почва, тем длиннее и разветвленнее ризоиды (рис. 2). Развитие их происходит различным образом: вершина нити, теряет положительный геотропизм и пластиды углубляясь в почву, или на основной нити появляется боковой вырост, проникающий в почву. Несомненно, они выполняют не только функцию прикрепления к субстрату.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балковский Б. Е. Цифровой политомический ключ. Киев, 1964. 36 с.

Вальц Я. Я. Морфология и систематика рода *Vaucheria* DC. (*Ectosperma* Vauch.) // Изв. Киев. ун-та. 1865. № 10. 11. С. 40.

Гилева Э. А. О накоплении семи радиоизотопов четырьмя пресноводными водорослями // ДАН СССР. 1963. Т. 149. № 5. С. 1157—1158.

Зауер Л. М. Флора споровых растений СССР. Т. X. Сифоновые водоросли. Л., 1977. С. 91—164.

Зауер Л. М. Определитель пресноводных водорослей СССР. Л., 1980. Т. 13. С. 115—152.

Курсанов Л. И. Определитель низших растений, том 1. Водоросли. М., 1953. С. 263—269.

Срединский Н. К. Материалы для флоры Новороссийского края и Бессарабии. Зап. Новороссийского о-ва естеств. 1873. Т. 2. Вып. 1. С. 17—132.

Успенский Е. Е. Железо как фактор распределения водорослей // Тр. Бот. ин-та Ассоциации науч.-исслед. ин-тов при физ.-мат. фак. 1 МГУ. 1925. С. 94.

Ericson L. E., Lewis L. On the occurrence of vitamin B 12 factors in marine alge. Arkiv f. kemi. 1953. Bd 6. N 40. P. 427—442.

Ernst A. Siphoneen Studien. III Zur Morphologie und Physiologie der Fortpflanzungszellen der Gattung *Vaucheria* DC. // Beih. Bot. Centralbl. 1904. Bd 16. H. 1. P. 366—382.

Götz H. Zur Systematik der Gattung *Vaucheria* DC. speciell der Arten der Umgebung Basels // Flora. 1897. Bd 83. P. 88—134.

Heering W. Die Süsswasseralgen Schleswig—Holsteins 2. *Chlorophyceae* (*Allgemeines—Siphonales*) // Jahrb. Hamburg. Wiss. Anst. XXIV, 1906 (3. Beiheft). Hamburg, 1907. P. 61—150.

Heering W. Siphonales // A. Pascher. Die Süsswasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. 7. Chlorophyceae 4. Jena, 1921. S. 69—103.

Kaloc J. Kultury rasy *Vaucheria* // Publ. Fac. Sci. Univ. Charles. Praha, 1938. N 158. 14 p.

Klebs G. Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena. 543 p.

Mollenhauer D. Die Schlauchalge *Vaucheria dichotoma* und ihre Vorkommen in Schleswig—Holstein // Nat. Museum. 1971. Bd 101. H. 8. S. 357—366.

Müller J. Die Schlauchalge *Vaucheria* und ihre Kultur // Mikrokosmos. 1968. Bd 57. H. 5.

Nielsen R., Kristiansen A., Mathiesen L., Mathiesen H. Distributional index of the benthic macroalgae of the Baltic Sea srea. The Baltic Marine Biologists Publication. 155. 1995. N 18. P. 1—51.

Rieth A. Zur Kenntnis halophiler Vaucherien // Flora. 1956. Bd 143. S. 127—160.

Rieth A. Xantophyceae. 2 Teil // Stuttgart; New York, 1980. S. 147.

Starmach K. Siphonales // Flora slodkowodna Polski. 10. Warzawa; Kracow, 1972. 70 p.

SUMMARY

17 species and 4 forms of *Vaucheria* are revealed in Moldova. The list of the taxa and a polytomic key for their identification are given. Biological, phenological, ecological peculiarities of the species are discussed, as well as main trends of adaptations to terrestrial habitats.

УДК 582.26 + 581.9 + 582.26 : 581.4 + 582.261/296 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 8

© С. И. Генкал, М. С. Куликовский

ЦЕНТРИЧЕСКИЕ ДИАТОМОВЫЕ (*BACILLARIOPHYTA*) ПОЛИСТОВО-ЛОВАТСКОГО СФАГНОВОГО МАССИВА (ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПРИРОДНЫЙ ЗАПОВЕДНИК «РДЕЙСКИЙ»)

S. I. GENKAL, M. S. KULIKOVSKYI. *CENTROPHYCEAE* (*BACILLARIOPHYTA*)
FROM POLISTOVO-LOVATSKY SPHAGNOUS TRACT (RDEISK STATE NATURE RESERVE)

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н

Поступила 13.04.2006
Окончательный вариант получен 05.12.2007

Из различных биотопов Полистово-Ловатского сфагнового массива в пределах Рдейского государственного природного заповедника (ГПЗ) выявлено 43 вида и внутривидовых таксона *Centrophyceae*, принадлежащих 8 родам. Приведены морфологические характеристики выявленных таксонов, распространение в России редких видов. Для *Aulacoseira distans* var. *nivalis* предлагается новый статус — *A. nivalis* (W. Smith) Genkal et Kulikovskiy stat. nov.

Ключевые слова: центрические диатомовые, состав, морфология, систематика, распространение, Полистово-Ловатский сфагновый массив, Рдейский заповедник.

Уникальность Полистово-Ловатского сфагнового массива, как крупнейшего болота Европы, давно привлекает внимание ученых, позволив описать Р. И. Аболину (1914) болотные формы сосны, а И. Д. Богдановской-Гиенэф (1969) рассмотреть закономерности формирования сфагновых болот верхового типа. Альгофлора этого биоценоза наряду с другими крупными болотными системами на территории России не изучена. Имеющиеся указания диатомовых сфагновых болот большей частью основаны на данных световой микроскопии (Топачевский, 1947; Матвиенко, 1950; Прошкина-Лавренко, 1954; Горшкова, 1971; Анисимова и др., 2005, и др.). О. В. Анисимовой с соавт. (2004) приводятся данные о диатомовых некоторых болот Звенигородской биологической станции. Выполненное нами исследование диатомовых сфагновых болот Приволжской возвышенности выявило как пеннатные (Генкал, Куликовский, 2005б; неопубл. данные), так и большое число центрических диатомовых (Генкал, Куликовский, 2005а, 2006).

Цель работы — изучение центрических диатомовых водорослей Полистово-Ловатского сфагнового массива с использованием современных методов сканирующей электронной микроскопии.

Материал и методика

Материалом для данной работы послужила 41 проба, собранная 21—23 июля 2005 г. в Государственном природном заповеднике (ГПЗ) «Рдейский». Приводим перечень проб. Планктон озер: 1 — Чудское, 2 — Рдейское. 3 — Домшинское, 4 — Роговское, 5 — Корниловское, 6 — Островистое, 7 — Большое Горецкое, 8 — Малое Горецкое. Детрит со дна озер: 9 — Роговское, 10 — Домшинское, 11 — Малое Горецкое, 12 — Рдейское, 13 — Островистое, 14 — Большое Горецкое, 15 — Корниловское. Пробы торфяного субстрата и сфагнума на границе берега и озер: 16 — Малое Горецкое, 17 — Чудское, 18 — Домшинское, 19 — Островистое, 20 — Корниловское, 21 — Большое Горецкое. В обводненном крае болота в сфагнуме, опаде осок — 22. В обводненном крае болота в кустах ивы, каллы — 23. Выжимка сфагнума из кочки с клюквой, миртом, андромедой около оз. Корниловское — 24. Вы-

Морфометрические и гидрохимические данные изучения озер

Озеро	Площадь, м^2	Площадь водосбора, м^2	Отношение площадей озера/водосбора	Бассейн реки	Цветность, град.	pH	Глубина взятия донных проб, м	Прозрачность, м
Рдейское	8926.4	25821.3	0.35	Редья	260	4.9	2.5	0.55
Чудское	1619.6	8494.2	0.19	»	242	5.4	—	—
Домшинское	610.6	10113.8	0.06	Хлавица	265	5.9	1.8	0.55
Корниловское	148.4	1261.0	0.12	»	310	5	1.5	0.2
Островистое	397.0	9459.0	0.04	»	290	5.7	1.5	0.45
Малое Горецкое	91.6	116.7	0.78	—	76	4.9	5.1	1.6
Большое Горецкое	257.7	303.7	0.85	—	114	5.3	4.5	1.2
Роговское	563.6	1337.8	0.42	Тупичинка	219	5.3	2.1	0.55

жимка из сфагновой подушки около р. Редья — 25. В сфагнуме около оз. Домшинское — 26. Кочка с *Sphagnum magellanicum* Brid. в окр. оз. Большое Горецкое — 27. Вывороченный торф под сфагновым покровом около озер: 28 — Чудское, 29 — Малое Горецкое, 30 — Островистое. Сфагновый покров около озер: 31 — Роговское. 32 — Рдейское. В понижении сфагнового покрова рядом с озерами: 33 — Корниловское, 34 — Большое Горецкое, 35 — Островистое. Сфагновый покров на глубине 20 см около оз. Чудское — 36. Вымокший сфагнум около оз. Домшинское — 37. В сфагнуме р. Редья — 38. В зарослях каллы реки Редья — 39. В сфагнуме под каллой, шейхцерией, осокой вздутой около берега оз. Домшинское — 40. Торф со злаком, опадом ив около оз. Рдейское — 41.

Полистово-Ловатский сфагновый массив, расположенный в Приильминской низменности, имеет общую площадь около 93 тыс. га, его наибольшая длина с юго-юго-запада на северо-северо-восток около 45 км при ширине от 15 до 25 км. Южная часть разделена на две ветви к югу узкой полосой суходола вдоль р. Хлавица. Массив находится почти полностью на донной морене. Около 20 озер в массиве, в Рдейской впадине около 10, самым крупным из которых является Рдейское. Озера Домшинское, Корниловское, Островистое образовались после спуска обширного Южного озера р. Хлавицей. Некоторые морфометрические и гидрохимические характеристики озер и глубины взятия бентосных проб приведены в таблице. Богдановская-Гиенэф (1969) относит Полистово-Ловатский массив к водораздельно-склоновым (по классификации К. Е. Иванова) болотам междуречий, находящихся в пределах одной общей депрессии с одним общим уклоном к северо-северо-востоку. Обобщение материалов по этому массиву приведено в монографии Богдановской-Гиенэф (1969).

Освобождение клеток от органической части проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа (JSM-25S).

Результаты и их обсуждение

В изученных пробах выявлено 43 вида центрических диатомовых водорослей. Ниже приводятся их краткие описания и данные по распространению. Местонахождения обозначены номерами проб.

Actinocyclus normanii (Greg.) Hust. (табл. I, *1*). Створки 17.3—21.8 мкм в диам., двугубых выростов 4—6 на створке. 16, 18.

Солоноватоводно-пресноводный планктонный вид. Отмечен в волжских и Шекснинском водохранилищах, низовье Волги (Генкал и др., 1999) и Северном Каспии под названием *Coscinodiscus rothii* var. *subsalsus* (Juhlin-Dannfelt) Hust. (Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968).

Aulacoseira alpigena (Grun.) Krammer (табл. I, *2*). Створка 7.1—7.9 мкм в диам., 2.2—7.9 мкм выс., рядов ареол 14—18 в 10 мкм, ареол в ряду 16—32 в 10 мкм. 12, 16, 37.

Редкий пресноводный вид, в олиготрофных северо-альпийских водоемах. Достоверные находки известны из рек Ола, Марковка (Чукотка), ручья около г. Магадан, оз. Фролиха (Байкальский регион) и р. Кемь (Северо-Запад России) (Генкал, Трифонова, 2002), сфагновом болоте Приволжской возвышенности (Генкал, Куликовский, в печати). Приводится для Хабаровского края (Медведева, Баринова, 2004).

A. ambiqua (Grun.) Sim. (табл. I, *3*). Створки 5.4—25.6 мкм в диам., 6.8—15.6 мкм выс., рядов ареол 12—20 в 10 мкм, ареол в ряду 13—24 в 10 мкм. 1—11, 13—15, 17—20, 24, 26, 30, 33, 35, 37, 40, 41.

Широко распространенный вид, преимущественно в мезотрофных и слабо эвтрофных водоемах. Отмечен в сфагновых болотах Приволжской возвышенности (Генкал, Куликовский, 2005а; 2006).

A. granulata (Ehr.) Sim. (табл. I, *4*). Створки 6.4—12.1 мкм в диам., 13.3—17.9 мкм выс., рядов ареол 8—16 в 10 мкм, ареол в ряду 5—14 в 10 мкм. 2, 5—8, 12, 15, 18, 20, 21, 40.

Космополит, преимущественно в мезотрофных и эвтрофных водоемах. Отмечен в сфагновых болотах Приволжской возвышенности (Генкал, Куликовский, 2005а, 2006).

A. islandica (O. Müll.) Sim. (табл. I, *5*). Створки 11.8—20 мкм в диам., 6.7—13.3 мкм выс., рядов ареол 11—17 в 10 мкм, ареол в ряду 9—18 в 10 мкм. 12, 18, 23, 24, 37, 41.

В водоемах бореальной области, в массе в олиготрофных озерах. В сфагновых болотах Приволжской возвышенности (Генкал, Куликовский, 2005а; 2006).

A. italica (Ehr.) Sim. (табл. I, *6*). Створка 11.4 мкм в диам., 10.7 мкм выс., рядов ареол 19 в 10 мкм, ареол в ряду 12 в 10 мкм. Шипы в отличие от описания не имеют лопатообразного расширения на концах. Аналогичная форма шипов отмечена в других популяциях этого вида (Генкал, 1999). 11.

В олиготрофных, слабо эвтрофных, ацидных водоемах.

Н. Н. Давыдова, А. И. Моисеева (1992) относят этот вид к широко распространенным видам, однако на электронных микрофотографиях, иллюстрирующих *A. italica* var. *Italica*, приводят *A. subarctica* (табл. 61: 14, 16, 18) или *A. islandica* (табл. 61: 5—8, 10, 15), поэтому ареал этого вида требует уточнения. По нашим данным, вид известен из водоемов Забайкалья, Камчатки, Чукотки, оз. Орон бассейна р. Лена (Генкал, Бондаренко, 2004), в Европейской России в р. Сейма (Генкал, 1999), сфагновых болотах Приволжской возвышенности (Генкал, Куликовский, 2005а; 2006), Указывается для Хабаровского края (Медведева, Баринова, 2004) и европейского Северо-Востока (Лосева и др., 2004). Последнее вызывает сомнения, поскольку Э. И. Лосева (2000; табл. 12: 1, 2) приводит электронные микрофотографии *A. subarctica*.

A. lacustris (Grun.) Krammer (табл. I, *7*). Створки 7.9—14.5 мкм в диам., 2.2—8.2 мкм выс., рядов ареол 12—25 в 10 мкм, ареол в ряду 22—30 в 10 мкм. 10, 15, 16, 18, 20. В нашем материале зафиксированы несколько меньшие значения высоты створки, чем известно из литературных данных (Генкал, Трифонова, 2002).

Редкий для России вид, известны находки в р. Кемь (Генкал, Трифонова, 2002). Для европейского Северо-Востока приводится форма под названием *A. islandica*, которая, по нашему мнению, относится к *A. lacustris* (Лосева, 2000; табл. 9: 2—4).

Aulacoseira nivalis (W. Smith) Genkal et Kulikovskiy stat. nov. (табл. I, *8*).

Basionym: *Aulacoseira distans* var. *nivalis* (W. Smith) Haworth (Haworth, 1988, Algae and aquatic environmental, p. 140, figs. 6—11).

Створки 11.4—21.4 мкм в диам., 4.5—6.4 мкм выс., рядов ареол 11—15 в 10 мкм, ареол в ряду 16 в 10 мкм. 11, 16, 24.

Редкий для России вид, известны находки этого вида в горных озерах бассейна р. Лены (=*A. tenella*; Генкал, Бондаренко, 2004) и бассейне Тауйской губы (Харитонов, 2005).

A. nivalis отличается от *A. distans* (Ehr.) Sim. значительно бо́льшим размером ареол на лицевой части створки, неглубокой кольцевидной диафрагмой и более длинными шипами (Haworth, 1988; Crawford, Likhoshway, 1999).

A. perglabra var. *floriniae* (Camburn) Haworth (табл. I, *9*). Створки 10—12.7 мкм в диам., 2.3—6.4 мкм выс., по краю лицевой части створки одно кольцо ареол. 4, 11, 16, 24, 30.

Редкая разновидность, приводится для бассейна Тауйской губы (Харитонов, 2005).

От типовой разновидности отличается наличием только одного кольца ареол на лицевой части створки (Siver, Kling, 1997). Последняя тоже относится к редким для России таксонам — известна из р. Кемь и оз. Нюк (Северо-Запад России) (Генкал, Трифонова, 2002), горных озер бассейна р. Лены (Генкал, Бондаренко, 2004), водоемов Дальнего Востока (Харитонов, 2005), европейского Северо-Востока (=*A. distans* var. *lirata*; Лосева, 2000; табл. 8: 5—8).

Aulacoseira cf. *pfaffiana* (Reinsch) Krammer (табл. I, *10*). Створка 7.9 мкм в диам., 4.4 мкм выс., 14 рядов ареол в 10 мкм, ареол в ряду 18 в 10 мкм. 16.

Характерен для мелководных олиготрофных водоемов высоких широт и гор. В р. Кемь и озерах ее поймы, оз. Нюк (Северо-Запад России), оз. Темное (Вологодская обл.), тундровом озере на Чукотке (Корнева, Генкал, 1996; Генкал, Трифонова, 2002), сфагновых болотах Приволжской возвышенности (Генкал, Куликовский, 2006). Указывается для водоемов Кольского п-ова, оз. Ильмень, в озерах окрестностей оз. Телецкое, Зауралья, европейского Северо-Востока (Забелина и др., 1951; Порецкий, 1951; Шешукова-Порецкая, 1955; Лосева и др., 2004).

A. subarctica (O. Müll.) Haworth (табл. II, *1*). Створки 5.3—24.4 мкм в диам., 2.9—11.4 мкм выс., рядов ареол 14—22 в 10 мкм, ареол в ряду 14—36 в 10 мкм. 10, 12—15, 18—21, 23, 25, 26, 30, 33, 34, 36, 37, 40.

Широко распространенный в олиго- и мезотрофных континентальных водоемах вид. Отмечен в сфагновых болотах Приволжской возвышенности (Генкал, Куликовский, 2005а, 2006).

A. tenella (Nygaard) Sim. (табл. II, *2*). Створки 6.7—10 мкм в диам., 1—2.4 мкм выс., рядов ареол 8—22 в 10 мкм, ареолы в 2—3-рядных штрихах. 1, 3, 4, 10, 12—14, 17—19, 23, 25, 26, 30, 33, 35, 37, 40.

Ацидофил, отмечен в олиготрофных и слабо эвтрофных водоемах. Редкий для России вид, известны находки в Ладожском озере и водоемах его бассейна (Генкал, Трифонова, 2002).

A. valida (Grun.) Krammer (табл. II, *3*). Створки 10.5—19.3 мкм в диам., 9.3—17.9 мкм выс., рядов ареол 13—19 в 10 мкм, ареол в ряду 13—14 в 10 мкм. 15, 18.

Арктоальпийский широко распространенный вид, редко в олиготрофных и дистрофных озерах.

Aulacoseira sp. 1 (табл. II, *4*). Створки 8.9—10 мкм в диам., 11.2—12.9 мкм выс., рядов ареол 16—17 в 10 мкм, ареол в ряду 13—16 в 10 мкм. 18, 19.

По расположению ареол на загибе створки, форме шипов, размерным характеристикам и числу рядов ареол на загибе створки имеет сходство с *A. ambigua*, отличается от него отсутствием отверстия двугубого выроста.

Aulacoseira sp. 2 (табл. II, *5*). Створки 7.3—14.5 мкм в диам., 4.1—6.4 мкм выс., рядов ареол 11—16 в 10 мкм, ареол в ряду 10—15 в 10 мкм. 4, 11, 16.

Проявляет сходство с *A. tethera* (Krammer, 1991: figs 79, 82; Генкал, Бондаренко, 2004: табл. I, *1*), отличается от него формой шипов.

Aulacoseira sp. 3 (табл. II, *6*). Створка 18.6 мкм в диам., 7.9 мкм выс., рядов ареол 6 в 10 мкм, ареол в ряду 8 в 10 мкм. 29.

Сходная форма найдена в оз. Верхний Ингилор (Полярный Урал) (Генкал, Ярушина, в печати) и сфагновом болоте Приволжской возвышенности (Генкал, Куликовский, 2006).

Aulacoseira sp. 4 (табл. II, *7*). Створки 13.6—17 мкм в диам. 4—10 мкм выс., рядов ареол 12—14 в 10 мкм, ареол в ряду 14—18 в 10 мкм. 15, 35, 40.

Aulacoseira sp. 5 (табл. II, *8*). Створки 5—8.5 мкм в диам., 18.8—20.7 мкм выс., рядов ареол 8—12 в 10 мкм, ареол в ряду 7—10 в 10 мкм. 37.

По общему абрису, размерным характеристикам и плотности ареол на загибе створки имеет сходство с *A. baicalensis* (K. Meyer) Sim. (Поповская, Скабичевский, 1970; Поповская и др., 2002). Сходная форма выявлена нами в болоте Приволжской возвышенности (Генкал, Куликовский, 2006), однако единичные находки и морфология этих водорослей не позволяют говорить об их конспецифичности с *A. baicalensis*. П. И. Вертебная приводит *Melosira baicalensis* (Meyer) Wisl. для болота «Чистый мох» (Ярославская обл.) наряду с находкой этого вида в оз. Большое Медвежье (Московская обл.) (Вертебная, 1928; Wertebnaja, 1929).

Aulacoseira sp. 6 (табл. II, *9*). Створка 15.9 мкм в диам., 8.2 мкм выс., рядов ареол 15 в 10 мкм, ареол в ряду 12 в 10 мкм. 40.

Cyclostephanos dubius (Fricke) Round (табл. II, *10*). Створки 8.5—28.6 мкм в диам., 8—12 штрихов в 10 мкм. 5, 7, 8, 11—15, 18—21, 23, 25, 26, 33, 34, 37, 40.

Широко распространенный вид, в водоемах различного типа. Отмечен в сфагновых болотах Приволжской возвышенности (Генкал, Куликовский, 2005а, 2006).

Cyclotella atomus Hust. var. *atomus* (табл. II, *11*, *12*). Створки 5.8—8 мкм в диам., 12—14 штрихов в 10 мкм. 5, 7, 8, 12, 13, 18—20, 33, 34, 40.

Космополит, галофил.

C. atomus var. *gracilis* Genkal et Kiss (табл. II, *13*). Створки 6.9—8.2 мкм в диам., 12—14 штрихов в 10 мкм. 33, 37.

Встречается вместе с типовой разновидностью, отмечен в реках Волга, Клязьма (Genkal, Kiss, 1993).

C. bodanica Grun. (табл. III, *1*). Створка 41.1 мкм в диам., 5 штрихов в 10 мкм. 40.

Широко распространенный вид.

C. meduanae Germain (табл. III, *2*). Створка 8.4 мкм в диам., 10 штрихов в 10 мкм. 12.

Редкий для России вид, отмечен в волжских водохранилищах (Генкал, 1992).

C. meneghiniana Kütz. (табл. III, *3*). Створки 8.7—19.1 мкм в диам., 6—10 штрихов в 10 мкм. 1, 4—8, 13, 15, 18—21, 23, 25, 28, 33, 34, 37, 40.

Широко распространенный вид, в водоемах всех типов, галофил. Отмечен в сфагновых болотах Приволжской возвышенности (Генкал, Куликовский, 2005a, 2006).

C. pseudostelligera Cl. et Grun. (табл. III, *4*, *5*). Створки 8—8.9 мкм в диам., 16—32 штрихов в 10 мкм. 7, 12, 16, 18, 25, 26, 33, 40.

Пресноводный широко распространенный, преимущественно литоральный вид.

Cyclotella cf. *radiosa* (Grun.) Lemm. (табл. III, *6*). Створка 20.7 мкм в диам., 14 штрихов в 10 мкм.

Пресноводный широко распространенный вид.

Cyclotella sp. 1 (табл. III, *7*). Створка 13.2 мкм в диам., 10 штрихов в 10 мкм. 38.

Cyclotella sp. 2 (табл. III, *8*, *9*). Створки 8.8—18.6 мкм в диам., 16—24 штрихов в 10 мкм. 40.

С внутренней поверхности имеет сходство с рядом мелкоразмерных видов *Cyclotella costei* Druart et Straub, *C. ocellata* Pant., *C. kuetzingiana* Thw., *C. tripartita* Håk. (Håkansson, 2002).

Melosira varians Ag. (табл. III, *10*). Створки 19.3—24.4 мкм в диам., 10.7—11.8 мкм выс. 7, 8.

Пресноводный вид, в эвтрофных озерах, галофил, алкалифил, мезосапроб, космополит. Фиксировался в водоемах с низкими значениями pH (Niessen, 1956), сфагновых болотах Приволжской возвышенности (Генкал, Куликовский, 2006).

Skeletonema potamos (Weber) Hasle (табл. III, *11*). Створка 4 мкм в диам. 25.

Пресноводный тепловодный бореальный вид. Известны находки в реках Кама, Ангара, волжских и Пестовском водохранилищах (Генкал, Макарова, 1988; Генкал, 1992).

S. subsalsum (A. Cl.) Bethge (табл. III, *12*). Створки 4.3—6.4 мкм в диам. 5—8, 18, 40.

Солоноватоводный, пресноводный эвригалинный тепловодный бореальный вид. Найден в Балтийском, Черном, Азовском, Каспийском морях, волжских водохранилищах (Генкал, Макарова, 1988; Генкал, 1992).

Stephanodiscus agassizensis Håk. et Kling (табл. IV, *1*). Створки 17.3—22.1 мкм в диам., штрихов 10—11 в 10 мкм. 15, 18, 19, 23, 37, 40.

Широко распространенный пресноводно-солоноватоводный вид, в мезотрофных и эвтрофных водоемах.

Stephanodiscus cf. *alpinus* Hust. (табл. IV, *2*). Створки 20—26.4 мкм в диам., штрихов 6—12 в 10 мкм. 12, 19—21, 37.

Пресноводный холодноводный вид.

S. binderanus (Kütz.) Krieg. var. *binderanus* (табл. IV, *3*). Створка 11.4 мкм в диам. 40.

Галофил, преимущественно в эвтрофных водоемах. Известен из сфагновых болотах Приволжской возвышенности (Генкал, Куликовский, 2006).

S. binderanus var. *oestrupii* A. Cl. (табл. IV, *4*). Створка 13.6 мкм в диам. 19.

Редкая для России разновидность, зафиксирована в Шекснинском и Рыбинском водохранилищах и Обской губе (Генкал, Корнева, 1985; Генкал, 1997).

S. hantzschii Grun. (табл. IV, *5*). Створки 10.6—18.6 мкм в диам., штрихов 7—12 в 10 мкм. 5—8, 12, 15, 16, 18—21, 25, 26, 33—35, 37, 40.

Широко распространенный пресноводный и слегка солоноватоводный вид, обычен в эфтровных водоемах, алкалифил. Отмечен в сфагновых болотах Приволжской возвышенности (Генкал, Куликовский, 2005а, 2006).

S. invisitatus Hohn et Hellermann (табл. IV, *6*, *7*). Створки 9.7—11.8 мкм в диам., штрихов 12— 20 в 10 мкм. 15, 18, 20, 21, 23, 28, 33, 34, 40.

Широко распространенный эвригалинный вид, в олиго- и мезотрофных водоемах. В сфагновых болотах Приволжской возвышенности (Генкал, Куликовский, 2005а, 2006).

S. makarovae Genkal (табл. IV, *8*). Створки 5.1—8.4 мкм в диам., штрихов 12—18 в 10 мкм. 4, 12, 18—20, 25, 33, 37, 39, 40.

Широко распространенный в Евразии вид, в олиго- до эвтрофных водоемах. Встречается в водоемах в течение всех сезонов (Генкал, 2007). Обнаружен в сфагновых болотах Приволжской возвышенности (Генкал, Куликовский, 2005а).

S. minutulus (Kütz.) Cl. et Möller (табл. IV, *9*). Створки 8.2—10.6 мкм в диам., штрихов 12—16 в 10 мкм. 12, 18, 21, 23—25, 26, 33, 34, 37, 40.

Пресноводный широко распространенный вид в олиго- и мезотрофных водоемах. В сфагновых болотах Приволжской возвышенности (Генкал, Куликовский, 2005а, 2006).

Thalassiosira faurii (Gasse) Hasle (табл. IV, *10*). Створки 17.7—19.3 мкм в диам., краевых выростов с опорами 8—12 в 10 мкм, центральные выросты (4) расположены субцентрально, образуя прямоугольник. 7, 8.

В России зафиксированы находки из Чебоксарского, Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ, где вид вегетировал в летний период (июнь—август) при температуре воды 17.5 °С (Генкал, Корнева, 2001). Известен из озер Центральной Африки (Gasse, 1975; Hasle, 1978) и Западной Европы (Kiss et al., 1984).

T. guillardii Hasle (табл. IV, *11*). Створки 9.1—14.5 мкм в диам., краевых выростов с опорами 10—12 в 10 мкм. 18, 20, 40.

Солоноватоводный вид, известны находки и в пресных водоемах.

T. weissflogii (Grun.) G. Fryx. et Hasle (табл. IV, *12*). Створки 17.3—18.2 мкм в диам., краевых выростов с опорами 13—14 в 10 мкм. 6, 40.

Пресноводно-солоноватоводный вид, широкобореальный и нотальный. В сфагновом болоте Приволжской возвышенности (Генкал, Куликовский, в печати).

Наиболее представлен род *Aulacoseira* (18 видов), в 2 раза меньше представителей *Cyclotella* (9) и *Stephanodiscus* (8). Наименьшее количество видов характерно для родов *Thalassiosira* (3), *Skeletonerma* (2), *Cyclostephanos* и *Actinocyclus* (по 1). Это превышает разнообразие *Centrophyceae* в ранее изученных нами болотах Приволжской возвышенности (31). Интересной особенностью таксономического состава является наличие различных по экологическим характеристикам видов. Наибольшая частота встречаемости характерна для *Aulacoseira ambiqua*, *A. granulata*, *A. tenella*, *Cyclostephanos dubius*, *Cyclotella atomus*, *C. meneghiniana*, *Stephanodiscus hantzschii*, *S. invisitatus*, *S. makarovae*, *S. minutulus*.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-48173) и «Фонда содействия отечественной науке».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аболин Р. И. Опыт эпигенологической классификации болот // Болотоведение. 1914. Вып. 3. С. 1—55.

Анисимова О. В., Романова О. Л., Танченко Е. М. Атлас водорослей водоемов Звенигородской биологической станции им. С. Н. Скадовского. М., 2004. 131 с.

Анисимова О. В., Ткаченко Е. М., Романова О. Л. Альгофлора Волковского болота (Московская обл.) // Тр. Звенигородской биологической станции. 2005. Т. 4. С. 142—153.

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—89.

Богдановской-Гиенэф И. Д. Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа (на примере Полистово-Ловатского массива). Л., 1969. 185 с.

Вертебная П. И. О реликтовой флоре водорослей в среднерусских озерных отложениях // Дневник Всесоюзн. съезда ботаников в Ленинграде в январе 1928 г. Л., 1928. С. 139—140.

Генкал С. И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб., 1992. 128 с.

Генкал С. И. Сравнительный морфологический и экологический анализы двух видов рода *Stephanodiscus* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 5. С. 28—33.

Генкал С. И. Aulacoseira italica, A. valida, A. subarctica и *A. volgensis* sp. nov. (*Bacillariophyta*) в водоемах России // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 5. С. 40—46.

Генкал С. И. Морфология, таксономия, экология и распространение мелкоразмерных видов *Stephanodiscus* (*Bacillariophyta*). 2. *S. makarovae* // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 2. С. 241—248.

Генкал С. И., Бондаренко Н. А. Bacillariophyta планктона горных озер бассейна реки Лены. 1. *Centrophyceae* // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 10. С. 1588—1596.

Генкал С. И., Корнева Л. Г. О новом для флоры СССР представителе рода *Stephanodiscus* Ehr. (*Bacillariophyta*) // Биол. внутр. вод. 1985. № 68. С. 10—12.

Генкал С. И., Корнева Л. Г. Новые находки диатомовых водорослей (*Centrophyceae*) из волжских водохранилищ (Россия) // Альгология. 2001. Т. № 4. С. 457—461.

Генкал С. И., Куликовский М. С. Центрические диатомовые водоросли в сфагновых болотах лесостепной зоны // Актуальные проблемы современной альгологии. Тез. докл. III Междунар. конф. Харьков. 2005а. С. 193.

Генкал С. И., Куликовский М. С. Новые для флоры России и интересные виды рода *Navicula* (*Bacillariophyta*) // Биология внутр. вод. 2005б. № 2. С. 3—6.

Генкал С. И., Куликовский М. С. Центрические диатомовые водоросли сфагновых болот Приволжской возвышенности (Пензенская область) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 10. С. 1485—1499.

Генкал С. И., Макарова И. В. Род *Sceletonema* Grev. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Л. 1988. Т. II. Вып. 1. С. 82—84.

Генкал С. И., Трифонова И. С. Интересные и новые для России представители рода *Aulacosira* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 6. С. 117—122.

Генкал С. И., Ярушина М. И. Материалы к флоре диатомовых водорослей (*Centrophyceae*) водоемов восточного склона Полярного Урала // Альгология. (В печати).

Генкал С. И., Корнева Л. Г., Соловьева В. В. Новые даные по *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. (*Bacillariophyta*) // Альгология. 1999. Т. 9. № 4. С. 58—69.

Горшкова С. С. Некоторые данные о водорослях двух переходных болот Белгородской области // Вестн. ЛГУ. 1971. № 21. Вып. 4. С. 48—56.

Давыдова Н. Н., Моисеева А. И. Род *Aulacosira* Thw. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб., 1992. Т. II. Вып. 2. С. 76—85.

Забелина М. М., Киселев И. И., Прошкина-Лавренко А. И., Шешукова В. С. Диатомовые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1951. Вып. 4. 618 с.

Корнева Л. Г., Генкал С. И. Новые и интересные диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*) из разнотипных озер Дарвинского заповедника (Вологодская область) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 2. С. 15—20.

Лосева Э. И. Атлас пресноводных плейстоценовых диатомей европейского Северо-Востока. СПб., 2000. 211 с.

Лосева Э. И., Стенина А. С., Марченко-Вагапова Т. И. Кадастр ископаемых и современных диатомовых водорослей европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2004. 160 с.

Матвиенко А. М. Водоросли Моховатого болота из окрестностей Харькова // Тр. Науч.-исслед. института биологии Харьковского гос. ун-та. 1950. Т. 13. С. 159—195.

Медведева Л. А., Баринова С. С. Пресноводные водоросли некоторых водоемов Хабаровского края // Бот. журн. 2004. Т. 84. № 11. С. 1768—1782.

Поповская Г. И., Скабичевский А. П. К морфологии и систематике *Melosira baicalensis* (C. Meyer) Wisl. // Новости систематики низших растений. 1970. Т. 7. С. 7—13.

Поповская Г. И., Генкал С. И., Лихошвай Е. В. Диатомовые водоросли планктона озера Байкал: Атлас-определитель. Новосибирск, 2002. 168 с.

Порецкий В. С. Диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*) европейского севера СССР. Порядок *Centrales* // Тр. БИН АН СССР. Сер. 2. Вып. 7. М.; Л., 1951. С. 713—832.

Прошкина-Лавренко А. И. Экологический очерк водорослей водоемов левобережных террас долины реки Северный Донец // Тр. Бот. ин-та. М.; Л., 1954. Сер. II. Вып. 9. С. 105—190.

Прошкина-Лавренко А. И., Макарова И. В. Водоросли планктона Каспийского моря. Л., 1986. 295 с.

Топачевский О. В. Діатомові сфагнових боліт степовоі частини УРСР // Бот. журн. АН УРСР. 1947. Т. 4. № 1—2. С. 128—134.

Харитонов В. Г. Представители *Centrales* (*Bacillariophyta*) в водоемах Берингии // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 3. С. 336—350.

Шешукова-Порецкая В. С. История водоемов Зауралья на основе изучения их диатомовой флоры // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. науки. Вып. 40. Альгология и микология. 191. Л., 1955. С. 105—162.

Crawford R. M., Likhoshway Ye. V. The frustule structure of original material of *Aulacoseira distans* (Ehrenberg) Simonsen // Diatom Rasearch. 1999. Vol. 14. N 2. P. 239—250.

Gasse F. L'evolution des lacs de l'Afar Central (Ethiopie et T. F. A. I.) du Plio-pleistocene a l'actiel. Reconstitution des paleomilieux lacustres a partir de l'etude des Diatomees // Docteur es Sci. Natur., l'Universite de Paris. 1975. Vol. 2. N 3. P. 1—103.

Genkal S. I., Kiss K. T. Morphological variability of the diatom *Cyclotella atomus* Hustedt var. *atomus* and *C. atomus* var. *gracilis* var. nov. // Hydrobiologia. 1993. N 269/270. P. 39—47.

Håkansson H. A compilation and evaluation of species in the general *Stephanodiscus*, *Cyclostephanos* and *Cyclotella* with a new genus in the family *Stephanodiscaceae* // Diatom Research. 2002. Vol. 17. N 1. P. 1—139.

Hasle G. R. Some freshwater and brackish water species of the diatom genus *Thalassiosira* Cleve // Phycologia. 1978. Vol. 17. N 3. P. 263—292.

Haworth E. Y. Distribution of diatom taxa of the old genus *Melosira* (now mainly *Aulacoseira*) in Cumbrian waters // Algae and aquatic environmental. Bristol, 1988. P. 138—168.

Kiss K. T., Kovacs K., Dobler E. The fine structure of some *Thalassiosira* species (*Bacillariophyta*) in the Danube and Tisza rivers // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1984. Vol. 67. N 4. P. 409—415.

Krammer K. Morphology and taxonomy of some taxa in genus *Aulacoseira* Thwaites (*Bacillariophyceae*). I. *Aulacoseira distans* and similar taxa // Nova Hedwigia. 1991. Vol. 52. N 1—2. S. 89—112.

Niessen H. Okologische Untersuchungen über die *Diatomeen* und *Desmidiaceen* des Murnauer Moores // Arch. Hydrobiol. 1956. N 51. P. 281—375.

Siver P. A., Kling H. Morphological observations of *Aulacoseira* using scanning electron microscopy // Can. J. Bot. 1997. Vol. 75. P. 1807—1835.

Wertebnaja P. I. Über eine relikte Algenflora in den Seeblagerungen Mittelrußlands // Archiv für Hydrobiologie. 1929. Bd 20. H. 1. 124—133.

SUMMARY

The study of samples from different biotopes of Polistovo-Lovatsky sphagnous tract within Rdeisk State Nature Reserve has revealed 43 species and intraspecific taxa of *Centrophyceae* belonging to 8 genera. The flora comprises species different in their ecological features and frequency of occurrence in the studied biotopes of the swamp. Morphological characteristics of the revealed taxa are given, distribution of rare species in Russia is cited. A new status *Aulacoseira nivalis* (W. Smith) Genkal et Kulikovskyi stat. nov. is suggested for *A. distans* var. *nivalis*.

УДК 581.82 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 8

© А. Е. Васильев

ГЕНЕЗИС И СТРУКТУРА ОБОЛОЧКИ ОСНОВНЫХ КЛЕТОК ЭПИДЕРМИСА ЛИСТА *POPULUS DELTOIDES* (*SALICACEAE*)

A. E. VASSILYEV. GENESIS AND STRUCTURE OF THE CELL WALL OF GROUND EPIDERMAL CELLS IN THE LEAF OF *POPULUS DELTOIDES* (*SALICACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: vassilyev@list.ru
Поступила 22.01.2008

Проведено морфометрическое изучение ультраструктуры оболочки клеток верхнего эпидермиса на 6 стадиях жизненного цикла листа начиная с его закладки и кончая его полным старением (осенним пожелтением). Клетки эпидермиса закончивших рост листьев *Populus deltoides* характеризуются значительно утолщенными (как у клеток колленхимы) оболочками, причем утолщение происходит в период роста листа: сначала (на стадии деления) увеличивается толщина периклинальных стенок, затем (на стадии растяжения) — антиклинальных. Объем оболочки в закончивших рост листьях составляет почти 1/3 объема эпидермальных клеток. Оболочка, по-видимому, обладает геликоидальной текстурой микрофибрилл целлюлозы. Антиклинальные и внутренняя периклинальная стенки содержат поры с плазмодесмами в замыкающей пленке, в наружную стенку часто откладываются гранулы кремнезема. При осеннем старении листа оболочка эпидермальных клеток подвергается лигнификации. Кутикула средней толщины, с сетью прожилок. Вторичная (основная) кутикула появляется и утолщается только в период роста листа растяжением.

Ключевые слова: *Populus*, клеточная оболочка, генезис, морфометрия, ультраструктура, эпидермис.

При изучении ультраструктуры клеток в ходе жизненного цикла листа *Populus deltoides* (Васильев, 1997; Васильев, Муравник, 1997а, б) выяснилось, что оболочка клеток эпидермиса этого растения имеет весьма своеобразное строение. Имея в виду, что тополь выбран модельным объектом для изучения биологии древесных растений (Taylor, 2002; Jansson, Douglas, 2007), подобно тому как резушка — травянистых, представляется, что полученные данные заслуживают публикации. Материалом для исследования были те же листья, которые использовались при изучении ультраструктуры их мезофилла, и методика подготовки препаратов, а также морфометрия была такой же (Васильев, Муравник, 1997а, б). Толщина внутренних стенок клеток эпидермиса измерялась от срединной пластинки до плазмалеммы.

Результаты и обсуждение

На стадии закладки листа в меристематических клетках протодермы листового бугорка оболочка очень тонкая, в том числе и наружная стенка клеток, хотя она и в 2 раза толще, чем остальные стенки (см. таблицу; таблицу-вклейку, *а*). В листьях, вышедших из почки и растущих преимущественно за счет деления клеток, толщина наружной и внутренней периклинальных стенок клеток эпидермиса увеличивается более чем в 4 раза, тогда как толщина антиклинальных стенок (которые не растут в поверхность) не изменяется (см. таблицу). На стадии роста листа растяжением происходит основное нарастание объема клеточной оболочки, который к концу стадии увеличивается более чем в 6 раз. В закончивших рост клетках эпидермиса оболочка занимает почти 1/3 объема клетки, в 4.5 раза больше оболочки клеток мезофилла (Васильев, Муравник, 1997б). Одна из интересных особенностей *Populus deltoides*

Динамика толщины (мкм) кутикулы и стенок клеток верхнего эпидермиса в ходе жизненного цикла листа

Стадии	Кутикула	Наружная стенка	Антиклинальные стенки	Внутренняя стенка
Закладка листа	0.02 ± 0.002	0.36 ± 0.02	0.17 ± 0.01	0.12 ± 0.01
Деление клеток	0.04 ± 0.003	1.46 ± 0.13	0.19 ± 0.01	0.56 ± 0.04
Растяжение клеток	0.75 ± 0.07	1.42 ± 0.13	0.42 ± 0.03	1.00 ± 0.09
Зрелость	0.77 ± 0.08	1.66 ± 0.17	0.81 ± 0.07	1.66 ± 0.17
Начало старения	0.78 ± 0.06	1.68 ± 0.15	0.97 ± 0.09	1.63 ± 0.15
Завершение старения	0.82 ± 0.07	1.83 ± 0.18	1.14 ± 0.10	1.94 ± 0.18

состоит в том, что у него оболочка эпидермальных клеток (в том числе антиклинальные стенки) разрастается не только в поверхность, но и в толщину, причем в значительной степени (см. таблицу). Увеличение толщины оболочки в период роста клетки свидетельствует о том, что, несмотря на большую толщину, она является первичной. В закончивших рост листьях все стенки клеток имеют приблизительно одинаковую толщину (см. таблицу; таблицу-вклейку, *б*), в 11 раз превышающую толщину оболочки клеток мезофилла (0.15 мкм: Васильев, Муравник, 1997б). При этом во внутренней периклинальной стенке оболочка клеток эпидермиса легко отличается от более светлой оболочки клеток мезофилла (см. таблицу-вклейку, *в*). По сравнению с протодермой листового бугорка в ходе роста листа толщина оболочки клеток эпидермиса увеличивается в среднем в 16.6 раза, мезофилла — только в 2. При анализе таблицы следует иметь в виду, что измерения толщины антиклинальных стенок (а также внутренней периклинальной стенки) проводились по срединной пластинке, поэтому фактически содержимое соседних эпидермальных клеток разделено стенкой в 2 раза большей толщины. Сходную структуру имеет оболочка клеток нижнего эпидермиса.

На поперечном срезе листа в оболочке некоторых эпидермальных клеток выявляется слоистость (см. таблицу-вклейку, *г*). Согласно представлениям некоторых авторов (Vian, Roland, 1987), такая оболочка имеет геликоидальную текстуру микрофибрилл целлюлозы, а слои являются оптическим артефактом. В оболочках с такой текстурой после «мягкой» экстракции компонентов матрикса при больших увеличениях можно видеть, что слои состоят из целлюлозных микрофибрилл, образующих многочисленные параллельные друг другу арки. Возникновение арок объясняют тем, что микрофибриллы откладываются в виде многочисленных очень тонких ламелл, причем в соседних ламеллах их ориентация постепенно меняется на одинаковый угол так, что на ультратонких срезах косые сечения микрофибрилл и создают впечатление арок. Темные слои представляют собой места схождения концов соседних арок. Примордиальная оболочка, характерная для клеток протодермы листового бугорка, сохраняется только в антиклинальных стенках, которые растут растяжением значительно меньше, чем периклинальные стенки.

Оболочку клеток эпидермиса *Populus deltoides* можно сопоставить с оболочкой клеток колленхимы: несмотря на значительную толщину, она, как и в колленхиме, является первичной, так как образуется в период роста клетки.

В антиклинальных и внутренних периклинальных стенках образуются простые узкие (0.5—1.5 мкм в диам.) поры, замыкающая пленка которых содержит плазмодесмы (см. таблицу-вклейку, *д*).

В процессе осеннего старения листа оболочка основных клеток эпидермиса подвергается одревеснению. Об этом свидетельствует положительная реакция на лигнин срезов оболочки: под действием сафранина она, как и оболочка клеток ксилемы жилок листа, окрашивается в малиновый цвет. Таким образом, в отличие от клеток ксилемы лигнификация оболочки клеток эпидермиса происходит не при завершении роста листа, а значительно позднее — при завершении жизненного цикла листа. Аналогичное строение имеет оболочка эпидермальных клеток листьев и у *Populus trichocarpa.* При завершении роста она также подвергается утолщению, а при старении листа — одревеснению. Следует иметь в виду, что *P. trichocarpa* и *P. deltoides* относятся к разным подродам: первый — к подроду *Tacamahaca*, второй — к подроду *Aegeiros*.

Характерной чертой оболочки некоторых клеток эпидермиса листьев *Populus deltoides* является присутствие осмиофильных гранул (см. таблицу-вклейку, *е*) варьирующего диаметра (от 0.03 до 0.13 мкм). Появляются они уже на стадии роста листьев растяжением. Самые мелкие гранулы — это, вероятно, недавно заложившиеся, самые крупные — те, которые достигли максимального размера. Частота и распределение гранул у разных образцов варьируют. В некоторых образцах (в том числе и в желтых листьях) гранулы практически отсутствуют (см. таблицу-вклейку, *ж*), в других плотность их распределения достаточно высокая. С возрастом частота гранул увеличивается и достигает максимума в листьях на завершающей стадии старения (желтых). Располагаются гранулы в основном в наружной стенке, наиболее плотно — под кутикулой и по наружным углам клеток, здесь они могут сливаться друг с другом. Однако во внутренней трети наружной стенки они обычно отсутствуют. У некоторых образцов (правда, в меньшем числе) гранулы могут встречаться также в отдельных местах (в частности, на месте срединной пластинки) внутренней периклинальной и антиклинальных стенок. Сходные гранулы были обнаружены в наружных стенках клеток верхнего эпидермиса листьев *Populus talassica* (Yakovleva et al., 2000). Под действием плавиковой кислоты они исчезали — указание на то, что они содержат кремнезем.

Клетки протодермы листового бугорка и эпидермиса растущих в основном за счет клеточных делений (2-я стадия) листьев покрыты гомогенной очень тонкой (см. таблицу; таблицу-вклейку, *а*) и мягкой (подгибающейся при ультратонкой резке) кутикулой (так называемой «первичной»). На следующей стадии — в растущем растяжением листе (3-я стадия) — синхронно с ростом оболочки развивается вторичная (Васильев, Котеева, 2005), «твердая» кутикула, при этом ее толщина увеличивается более чем в 19 раз (см. таблицу). Первичная кутикула перестает выявляться. Вторичная кутикула характеризуется наличием густой, с узелками сети прожилок. С внутренней стороны кутикула языками вдается в оболочку. При этом в зоне контакта смешивания гидрофобных веществ кутикулы и гидрофильных оболочки не происходит. Следует подчеркнуть, что на стадии роста листа растяжением кутикула растет в основном только в поверхность, тогда как наружная стенка клеток — как в поверхность, так и в толщину (см. таблицу).

В закончивших рост листьях толщина (см. таблицу) и ультраструктура кутикулы не отличаются от таковых кутикулы растущих растяжением листьев. По толщине кутикулы клеток эпидермиса закончивших рост листьев *Populus deltoides* занимает среднее положение. Для сравнения: в закончившем рост листе толщина кутикулы у *Salix caprea* составляет в среднем 1.74 мкм, *Prunus padus* — 1.67, *Helleborus foetidus* — 2.65, *H. caucasicus* — 0.42 мкм (Васильев, Котеева, 2005), не считая тех растений, у которых зрелые листья покрыты только первичной кутикулой: у *Arabidopsis thaliana* (Васильев, 2001) и *Dendrocnide moroides* (Vassilyev, 1994) — 0.03 мкм.

Кутикула в закончивших рост листьях *Populus deltoides* по объему равна суммарному объему ядра и цитоплазмы с органеллами клеток эпидермиса. На этой и последующих стадиях внутренняя четверть кутикулы содержит сгустки осмиофильного вещества неправильной формы, связанные между собой рыхлой сетью фибрилл такой же высокой электронной плотности (см. таблицу-вклейку, *ж*). Природа этих сгустков остается не ясной, скорее всего, это фенольные соединения. Слой кутинизированной оболочки (Мирославов, 1974) не выражен.

Таким образом, оболочка клеток эпидермиса тополя своеобразна: все ее стенки значительно утолщены, причем утолщение происходит на стадии роста, на которой откладывается и вся кутикула; при старении листа оболочка одревесневает.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа тополя *Populus deltoides* в ходе жизненного цикла. III. Палисадный мезофилл в ходе осеннего старения листа // Цитология. 1997. Т. 39. № 9. С. 794 — 807.

Васильев А. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Arabidopsis thaliana* в ходе дифференциации. 3. Замыкающие клетки устьиц // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 5. С. 1—12.

Васильев А. Е., Котеева Н. К. Характеристика путей нектара из апопласта на поверхность нектарника // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 6. С. 854—864.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Populus deltoides* (*Salicaceae*) в ходе жизненного цикла. 1. Апикальная меристема побега // Бот. журн. 1997а. Т. 82. № 7. С. 1—17.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Populus deltoides* (*Salicaceae*). 2. Палисадный мезофилл в ходе роста // Бот. журн. 1997б. Т. 82. № 9. С. 1—13.

Мирославов Е. А. Структура и функции эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л., 1974. 120 с.

Jansson S., Douglas C. J. A model system for plant biology // Ann. Rev. Plant Biol. 2007. Vol. 58. P. 435—438.

Taylor G. Populus: Arabidopsis for forestry. Do we need a model tree? // Ann. Bot. 2002. Vol. 90. N 6. P. 681—689.

Vassilyev A. E. Developmental and comparative ultrastructure of glandular hairs in the two *Urticaceae*. II. *Dendrocnide moroides* // Nord. J. Bot. 1994. Vol. 10. N 3. P. 657—670.

Vian B., Roland J.-C. The helicoidal cell wall as a time register // New Phytologist. 1987. Vol. 105. N 3. P. 345—357.

Yakovleva O. V., Laberche J.-C., Pautov A. A. Cell wall structure of the leaf upper epidermis of *Populus talassica* (*Salicaceae*) // Rev. Cytol. Biol. Végét. 2000. T. 23. N 1—2. P. 35—39.

SUMMARY

A morphometric study of the cell wall ultrastructure in the upper epidermis cells during leaf development of *Populus deltoides* was made. The leaf life cycle was subdivided into six stages starting with the leaf inception at the shoot apical meristem and ending with the leaf total senescence (autumnal yellowing). In fully grown leaves the epidermal cells are distinguished by their thickened cell walls (like those of collenchyma cells). The wall thickening occurs during period of leaf growth. In fully mature leaves the volume of cell walls is averaged about one third of the volume of epidermal cells. It appears likely that the cell walls have helicoidal texture of cellulose microfibrils. There are pits with plasmodesmata in the anticlinal and inner periclinal cells walls. Silica granules may be deposited in the outer cell walls. During leaf autumnal senescence the cell walls undergo lignification. The cuticle is of medium thickness and cloudy. The secondary (main) cuticle appears and thickens only at the stage of extension leaf growth.

УДК 582.683.2 (571) : 581.821

© С. А. Волкова, Р. В. Дудкин, П. Г. Горовой

СТРОЕНИЕ ЭПИДЕРМЫ ЛИСТЬЕВ ВИДОВ РОДА *MEGADENIA* (*BRASSICACEAE*)

S. A. VOLKOVA, R. V. DOUDKIN, P. G. GOROVOY. LEAF EPIDERMIS STRUCTURE IN THE SPECIES OF *MEGADENIA (BRASSICACEAE)*

Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН
690022 Владивосток, пр.100 лет Владивостоку, 159
Факс (4232)314-050
E-mail: volkova_lana@mail.ru
Поступила 22.09.2006
Окончательный вариант получен 25.03.2008

Исследована эпидерма листа 3 видов рода *Megadenia: M. speluncarum, M. bardunovii* и *M. pygmaea.* Виды имеют амфистоматный тип листа. Представлены результаты морфометрического анализа основных клеток эпидермы и устьиц. На основании выявленных особенностей строения эпидермы сделан вывод о самостоятельности этих видов.

Ключевые слова: *Megadenia,* лист, эпидерма, тип устьиц.

Древний род *Megadenia* Maxim. *(Brassicaceae)* был описан К. И. Максимовичем (Maximovicz, 1889). Он включал один вид *M. pygmaea* Maxim., который собран Н. М. Пржевальским в 1880 г. в Тибете. Второй вид *M. bardunovii* M. Pop. описал М. Г. Попов (1954) по сборам Л. В. Бардунова из Восточных Саян (долина р. Иркут, окр. с. Туран). Третий вид этого рода *M. speluncarum* Vorobiev, Worosch. et Gorovoi обнаружен в Приморском крае на известняках хр. Лозовый (Чандалаз), на участках с сырой почвой у входа в пещеру (Воробьев и др., 1976). Во второй половине XX в. locus classicus *M. bardunovii* был разрушен при строительстве автодороги и этот вид считался исчезнувшим. В гербариях оказались только сборы Л. В. Бардунова и эксикаты. В 1998 г. появилась статья о роде *Megadenia* (Беркутенко, 1998), в которой без детального исследования растений (только по литературным данным и ограниченному гербарному материалу) утверждалось, что род *Megadenia* представлен одним видом. Более того, автор ошибочно полагает, что все 3 вида однолетние растения. С 1992 г. нами ведется ежегодный мониторинг популяции *M. speluncarum.* Из мест естественного произрастания в 2003 г. были взяты живые образцы *M. bardunovii.* В течение нескольких лет ведется исследование этих видов в условиях культуры. Наши наблюдения показали, что все виды рода *Megadenia* являются типичными длиннокорневищными многолетними растениями. Для рода характерны дизъюнкции ареалов (более 2000 км) и различия в экологии. В начале XXI в. сибирские ботаники Т. В. Макрый и С. Г. Казановский (2002) обнаружили новые места произрастания *M. bardunovii* и отметили, что мнение о монотипности рода *Megadenia* может быть доказано или опровергнуто лишь после проведения специальных исследований.

Нами были собраны виды *M. speluncarum* (в locus classicus) и *M. bardunovii* (во вновь обнаруженных популяциях) и исследованы стоматографические признаки, которые могут быть весьма полезными для выяснения таксономии рода. Таксономическая ценность стоматографических признаков у многих семейств является весьма значительной (Stace, 1965; Имханицкая, 1966; Baranova, 1972; Сальникова, 1982; Остроумова, 1985, 1987; Бутник, Тимченко, 1987; Баранова, 1992; Баранова, Джеффри, 2000; Даровских, Горовой, 2001; Зарембо и др., 2004).

Материал и методика

Для исследования эпидермы листа видов рода *Megadenia* использовались растения, собранные в местах их естественного произрастания в 1990—2003 гг.

Со времени описания *M. speluncarum* в 1976 г. из классического местонахождения на хр. Лозовый (Чандалаз) предпринимались неоднократные попытки обнаружить этот вид на известняковых выходах в Приморском крае. Однако до сих пор *M. speluncarum* известна только из locus classicus. *M. bardunovii* известна из трех малочисленных популяций, расположенных в непосредственной близости друг от друга в сходных эколого-ценотических условиях.

Ниже приведены места сбора образцов.

M. speluncarum Vorobiev, Worosch. et Gorovoi, Приморский край, Партизанский р-н, хр. Лозовый (Чандалаз), на сырых местах у входа в пещеру. 12 VIII 1990. Р. Дудкин;

M. bardunovii M. Pop., Республика Бурятия, Тункинская долина, окр. с. Туран, левый берег р. Иркут, на увлажненном известковом щебне, у ключа. 12 VI 2003. Р. Дудкин;

M. pygmaea Maxim., China, Maqin (Maqen) Xian: Dawn, along the Deleni He, S of Maqin 6 VIII 1993. T. N. Ho, B. Bartholomew, and M. Gilbert.

Для изучения брали участки эпидермы средней части вполне развитых листовых пластинок (Имханицкая, 1966; Остроумова, 1987). Сравнительно-морфологическое исследование эпидермальных клеток листа и устьичного аппарата проводили мацерационным методом с использованием смеси Шульце (концентрированная HNO_3 с добавлением кристаллов $KClO_3$). Изучение препаратов проводили на микроскопе Amplival. Рисунки эпидермы выполнены с помощью рисовального аппарата РА-7. Определение количества устьиц и клеток на 1 мм^2 площади, измерения (длина и ширина эпидермальных клеток и устьиц) проведены в 30-кратной повторности. Кусочки листа брали у разных растений. Для каждого изучаемого признака определяли среднее значение, его ошибку. В качестве характеристики варьирования применяли коэффициент вариации (C_V). Варьирование считается слабым, если не превосходит 10 %, средним, когда C_V составляет 11—25 %, и значительным при $C_V > 25$ % (Лакин, 1990). Результаты морфометрического анализа приведены в таблице. При характеристике типов устьиц (типы устьичных аппаратов, устьичных комплексов или стоматотипы) пользовались классификацией М. А. Барановой (1985, 1990). Форма и очертания эпидермальных клеток описаны по методике С. Ф. Захаревича (1954).

Устьичный индекс ($У_и$) определяли по формуле (Kästner, 1972):

$$\text{для верхней эпидермы } (У_и) = \frac{увэ}{квэ + увэ},$$

$$\text{для нижней эпидермы } (У_и) = \frac{унэ}{кнэ + унэ},$$

где квэ — число основных клеток верхней эпидермы на 1 мм^2, увэ — число устьиц верхней эпидермы на 1 мм^2, кнэ — число основных клеток нижней эпидермы на 1 мм^2, унэ — число устьиц нижней эпидермы на 1 мм^2.

Морфометрическая характеристика эпидермы листа видов рода *Megadenia*

Виды	Число устьиц, на 1 мм^2		Число клеток, на1 мм^2		Длина устьиц, мкм		Ширина устьиц, мкм	
	Сторона листа							
	В	Н	В	Н	В	Н	В	Н
Megadenia speluncarum	26.52 ± 2.19	201.38 ± 7.04	145.94 ± 4.03	390.12 ± 11.00	22.00 ± 0.44	20.21 ± 0.41	14.60 ± 0.33	13.07 ± 0.25
C_V, %	45.25	19.15	15.07	15.72	10.95	11.13	12.40	10.48
Megadenia bardunovii	42.73 ± 3.73	237.23 ± 8.40	312.17 ± 8.05	369.85 ± 11.00	18.83 ± 0.24	17.51 ± 0.36	14.56 ± 0.21	13.22 ± 0.23
C_V, %	47.83	19.40	14.13	16.30	6.96	11.25	7.89	9.53
Megadenia pygmaea	39.36 ± 2.77	168.40 ± 4.28	460.36 ± 9.87	417.42 ± 9.03	20.10 ± 0.37	18.29 ± 0.55	14.19 ± 0.27	13.49 ± 0.29
C_V, %	38.57	13.92	11.75	11.85	10.04	16.46	10.43	11.79

Продолжение таблицы

Виды	Длина клеток, мкм		Ширина клеток. мкм		Устьичный индекс, %	
	Сторона листа					
	В	Н	В	Н	В	Н
Megadenia speluncarum	138.56 ± 8.20	61.76 ± 2.53	51.36 ± 1.60	36.61 ± 2.77	15.38 ± 1.0	34.05 ± 0.77
C_V, %	32.42	22.44	17.08	41.44	31.70	12.36
Megadenia bardunovii	73.83 ± 3.38	59.84 ± 2.10	40.27 ± 1.79	29.49 ± 1.87	12.04 ± 0.83	39.08 ± 1.02
C_V, %	18.14	19.23	24.36	34.76	35.12	14.15
Megadenia pygmaea	59.36 ± 2.35	59.67 ± 2.10	27.31 ± 0.80	29.76 ± 1.12	7.88 ± 0.51	28.75 ± 0.62
C_V, %	21.70	19.29	16.04	20.60	37.77	11.80

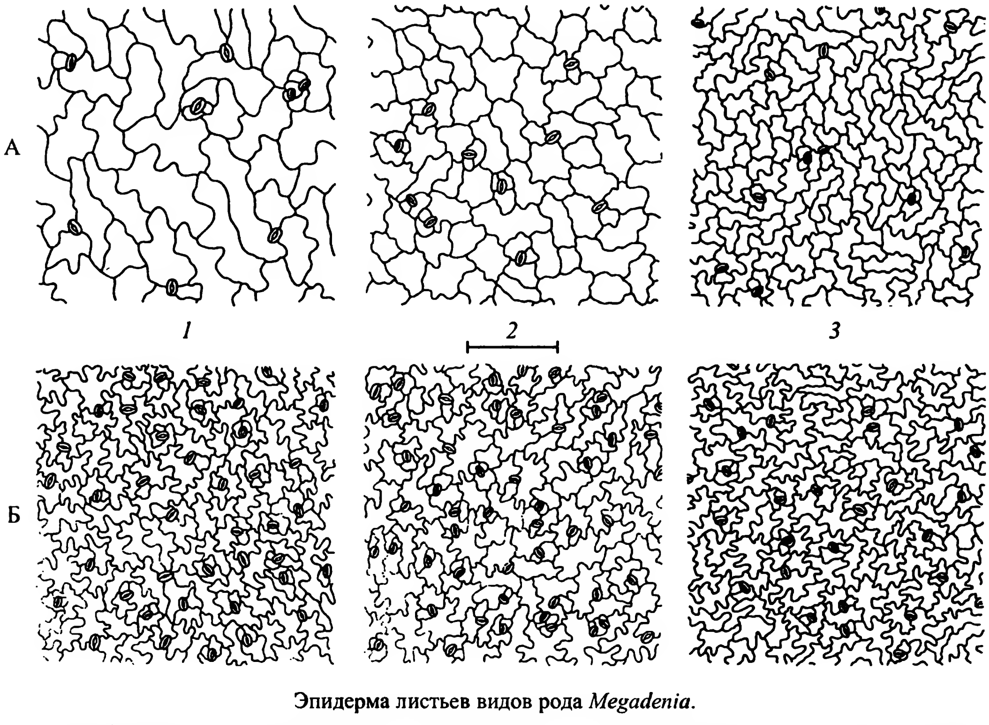
Примечание. Сторона листа: В — верхняя, Н — нижняя.

Результаты и обсуждение

Типам устьичного аппарата придается большое таксономическое и эволюционное значение, так как этот признак отличается высокой стабильностью и почти не изменяется в различных экологических условиях. Признаки эпидермы довольно часто используются в сравнительно-анатомических исследованиях, но до настоящего времени нет единого мнения о таксономическом значении некоторых показателей. Мы придерживаемся мнения Д. Ниновой (1973), что сама изменчивость является видовым признаком. В работах некоторых авторов (Stace, 1965; Имханицкая, 1966) уделяется внимание распределению и частоте устьиц, а также форме, размерам эпидермальных клеток, степени волнистости их стенок, которые имеют таксономическое значение. Степень волнистости клеточных стенок изменяет форму клеток.

В результате наших исследований установлено, что изученные виды имеют амфистоматный тип листа.

Megadenia speluncarum (см. рисунок, *1*, А, Б). Эпидермальные клетки верхней поверхности листа крупные и вытянутые с крупно-извилистыми, прямолинейно-округлыми очертаниями стенок. Углы в смежных границах соседних эпидермальных клеток как верхней, так и нижней поверхностей листа закругленные, заостренные, прямые, острые, тупые. Устьица на обеих сторонах листа овальные, округло-овальные, располагаются хаотично. Встречаются устьица по два рядом (смежные устьица). Обнаружены аномоцитный, гемипарацитный и анизоцитный типы устьичного аппарата. Коэффициент вариации (C_V) распределения количества устьиц на верхней эпидерме высокий, на нижней не превышает средний уровень.



Эпидерма листьев видов рода *Megadenia*.

1 — *M. speluncarum*, *2* — *M. bardunovii*, *3* — *M. pygmaea*. А — верхняя эпидерма, Б — нижняя эпидерма. Масштабная линейка — 0.1 мм.

На нижней эпидерме проекция площади клеток распластанная и вытянутая. Очертания эпидермальных клеток крупно-извилистые. Верхняя эпидерма отличается от нижней очень крупными клетками и изогнутостью их стенок. Стенки клеток нижней эпидермы более изогнуты, чем верхней.

M. bardunovii (см. рисунок, *2*, А, Б). Проекция клеток верхней эпидермы распластанная и вытянутая. Стенки эпидермальных клеток мелко-извилистые, округло-извилистые, извилисто-волнистые. Углы в местах границ смежных клеток как верхней, так и нижней эпидермы тупые, прямые, острые, закругленные, заостренные. Устьица на обеих сторонах листа овальные, округло-овальные, располагаются беспорядочно. Часто встречаются смежные устьица на нижней стороне листа, на верхней редко. Стоматотипы аномоцитные, гемипарацитные, анизоцитные. Число устьиц значительно варьирует на верхней стороне листа, на нижней — вариабельность средняя. Эпидермальные клетки нижней стороны листа вытянутой и распластанной формы с крупно-извилистыми стенками. Верхняя эпидерма отличается от нижней формой клеток и очертаниями антиклинальных стенок.

M. pygmaea (см. рисунок, *3*, А, Б). Клетки верхней эпидермы распластанные и вытянутые с мелко- и крупно-извилистыми, округло-извилистыми стенками. Углы в смежных границах соседних клеток на обеих сторонах листа закругленные, заостренные, прямые, тупые, острые. Устьица на верхней и нижней эпидерме овальные, округло-овальные, расположены хаотично. Обнаружены смежные устьица. Устьичный аппарат аномоцитного, гемипарацитного, анизоцитного типов. Отмечена высокая вариабельность распределения устьиц на верхней эпидерме, на нижней коэффициент вариации средний. Эпидермальные клетки нижней стороны листа вытянутые и распластанные. Очертания антиклинальных стенок крупно-извилистые и округло-извилистые. Нижняя эпидерма отличается от верхней формой клеток и изогнутостью клеточных оболочек незначительно.

Результаты проведенных исследований показали, что изученные виды имеют аномоцитные, гемипарацитные, анизоцитные устьичные аппараты. Отмечено наличие смежных устьиц. Число устьиц на единицу поверхности листа на верхней эпидерме варьирует в широких пределах, на нижней этот показатель является менее вариабельным. На верхней эпидерме у *M. speluncarum* обнаружено приблизительно в 1.5 раза меньше устьиц, чем у *M. bardunovii* и *M. pygmaea*. На нижней стороне листа *M. pygmaea* по сравнению с двумя другими видами меньше устьиц на единицу площади. Исследованные виды отличаются также и размерами устьиц. Самые крупные устьица на обеих сторонах листа отмечены у *M. speluncarum*. На верхней и нижней эпидерме устьица *M. bardunovii* короче, чем у *M. speluncarum* и у *M. pygmaea*.

Число эпидермальных клеток верхней поверхности листа *M. pygmaea* в 3.1 раза превосходит этот показатель у *M. speluncarum* и в 1.5 раза у *M. bardunovii*. Клетки верхней эпидермы у *M. speluncarum* в 1.9 раза длиннее, чем клетки *M. bardunovii* и в 2.3 раза длиннее клеток *M. pygmaea*. Ширина клеток верхней стороны у *M. speluncarum* в 1.3 раза больше ширины клеток *M. bardunovii* и в 1.9 раза *M. pygmaea*. Эпидермальные клетки верхней стороны листа *M. speluncarum* отличаются от двух других видов крупно-извилистыми очертаниями и сильной изогнутостью антиклинальных стенок. Для *M. bardunovii* характерны мелко-извилистые и волнистые стенки клеток. *M. pygmaea* имеет в основном крупно-извилистые очертания клеток. Эпидермальные клетки нижней поверхности проявляют сходство по степени изогнутости очертаний антиклинальных стенок. У всех изученных видов клетки верхней эпидермы отличаются от нижней размерами и очертаниями антиклинальных стенок. Значительно варьирует ширина клеток на нижней поверхности листа у *M. bardunovii*. У вида *M. speluncarum* довольно значительна вариабельность значений длины клеток на верхней стороне листа и ширины клеток на нижней эпидерме. Вариабельность остальных признаков эпидермы (число клеток на 1 мм^2, длина, ширина клеток и устьиц) в основном не превышает средний уровень. Для большинства признаков эпидермы (число клеток на 1 мм^2, длина, ширина клеток и устьиц) у всех изученных видов рода *Megadenia* отмечена незначительная вариабельность.

Заключение

Проведенный анализ эпидермы листа *M. speluncarum, M. bardunovii, M. pygmaea* показал, что основные отличительные признаки у изученных видов выявлены на верхней поверхности листа: размеры (длина и ширина) клеток эпидермы, характер очертаний эпидермальных клеток, число устьиц и клеток на единицу площади. Отличительными признаками у исследованных видов на нижней эпидерме являются число и размеры устьиц. Несмотря на то что устьичные аппараты у исследованных видов однотипны, они имеют разные показатели устьичных индексов ($\text{У}_{\text{и}}$) на обеих сторонах эпидермы. Полученные данные свидетельствуют о самостоятельности всех изученных видов.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Интеграционного проекта СО РАН и ДВО РАН (проект № 06-II-СО-05-021), Интеграционного проекта ДВО РАН и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-96020).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова М. А. Классификации морфологических типов устьиц // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1585—1595.

Баранова М. А. Эпидермальные структуры и систематическое положение *Austrobaileyaceae* // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 1—17.

Баранова М. А. Принципы сравнительно-стоматографического изучения цветковых растений. Л., 1990. 67 с.

Баранова М. А., Джеффри Ч. Стоматографические признаки и систематика семейства *Magnoliaceae* // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 6. С. 35—49.

Беркутенко А. Н. О роде *Megadenia (Brassicaceae)* // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 8. С. 69—72.

Бутник А. А., Тимченко О. В. Строение эпидермы листьев видов семейства *Chenopodiaceae* // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 8. С. 1021—1030.

Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г. Новый вид *Megadenia* Maxim. *(Brassicaceae)* на Дальнем Востоке // Бюл. ГБС. 1976. Вып. 101. С. 58—61.

Даровских Е. В., Горовой П. Г. Эпидермальный анализ дальневосточных видов *Bupleurum (Umbelliferae)* // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 6. С. 64—71.

Зарембо Е. В., Бойко Э. В., Горовой П. Г. Карпология и стоматография дальневосточных видов рода *Serratula (Asteraceae)* // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 1. С. 82—99.

Захаревич С. Ф. К методике описания эпидермиса листа // Вестн. Ленингр. ун-та. 1954. Вып. 2. № 4. С. 65—75.

Имханицкая Н. Н. К строению эпидермы листа современных и ископаемых представителей рода *Sassafras (Lauraceae)* // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 1. С. 74—82.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1990. 352 с.

Макрый Т. В., Казановский С. Г. Новые находки *M. bardunovii* M. Pop. в Тункинской долине // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Барнаул, 2002. С. 18—19.

Нинова Д. Сравнительно-анатомическое исследование васильков Болгарии. I. Эпидерма и устьичный аппарат // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 9. С. 1357—1360.

Остроумова Т. А. Структура эпидермы листа некоторых видов рода *Elaeosticta (Umbelliferae)* // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1625—1628.

Остроумова Т. А. Типы устьиц листьев у представителей семейства *Apiaceae* // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1479—1488.

Попов М. Г. Два новых для флоры СССР рода покрытосеменных растений — *Mannagettaea* H. Smith *(Orobanchaceae)* и *Megadenia* Max. *(Cruciferae)* // Бот. матер. Гербария БИН АН СССР. М.; Л., 1954. Т. 16. С. 3—15.

Сальникова Л. И. Морфология и анатомия листа *Sorbus aucuparia, Sorbus gorodkovii* и *Sorbus sibirica (Rosaceae)* // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1264—1271.

Baranova M. A. Systematic anatomy of the leaf epidermis in the *Magnoliaceae* and some related families // Taxon. 1972. Vol. 21. N 4. P. 447—469.

Kästner A. Blattepidermis-Strukturen bei *Carlina* // Flora. 1972. Bd 161. H. 3. S. 225—255.

Maximovicz C. J. Flora Tangutica. Petropoli, 1889. Fasc. 1. P. 1—117.

Stace C. A. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). 1965. Vol. 4. N 1. P. 1—78.

SUMMARY

The leaf epidermis of all the known species of *Megadenia*: *M. speluncarum*, *M. bardunovii* and *M. pygmaea*, has been studied. The investigated species have amphistomatous leaf type. The results of morphometric analysis of the epidermal cells and stomata are presented.

УДК 581.3 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 8

© И. И. Шамров, А. А. Бабро

РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ ПЫЛЬНИКА У *RHODODENDRON SCHLIPPENBACHII* И *R. LUTEUM* (*ERICACEAE*)

I. I. SHAMROV, A. A. BABRO. ANTHER DEVELOPMENT AND STRUCTURE IN *RHODODENDRON SCHLIPPENBACHII* AND *R. LUTEUM* (*ERICACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: shamrov@is8305.spb.edu
Поступила 18.03.2008

Изучен морфогенез андроцея и пыльника у *Rhododendron luteum* и *R. schlippenbachii*, различающихся комплексом биологических особенностей. У *R. luteum* андроцей образован 5 морфологически сходными тычинками, расположенными в один круг, у *R. schlippenbachii* — 10 тычинками в 2 круга, при этом длина тычиночных нитей неодинакова (верхние, средние и нижние тычинки). С самых ранних стадий развития происходит инверсия пыльников за счет конгенитального срастания связника и тычиночной нити. Морфогенез тычинок характеризуется наличием аномалий, что проявляется в неполной инверсии пыльников и изменении топографии пор из апикального в базальное или латеральное положение.

Пыльник у изученных видов рододендрона 4-гнездный. Все слои микроспорангия, а также спорогенная ткань возникают на базе 3 клеток, дифференцирующихся очень рано в субэпидерме каждого формирующегося микроспорангия. Судьба этих клеток, делящихся сначала преимущественно периклинально, различна: центральная субэпидермальная клетка отделяет внутрь инициаль проксимальной части стенки микроспорангия и наружу археспориальную клетку, которая образует затем спорогенную и париетальную клетки (последняя инициирует образование всех слоев с дистальной стороны микроспорангия); латеральные субэпидермальные клетки образуют латеральные части стенки микроспорангия. Слои стенки с дистальной стороны формируются в соответствии с типом двудольных, или компликатной вариацией центробежного типа. Сформированная стенка микроспорангия представлена эпидермой, эндотецием, 2—3 средними слоями и тапетумом клеточного типа без реорганизации. Тетраэдральные тетрады микроспор формируются по симультанному типу. Зрелая пыльца тетрадная, 2-клеточная, пыльцевые зерна соединены клейкими висциновыми нитями. У *R. schlippenbachii* обнаружено явление стерилизации микроспор и пыльцы, сопровождающееся структурно-функциональными нарушениями в генезисе тапетума. Обсуждаются вопросы типизации стенки микроспорангия и наличие критической стадии в развитии пыльника, действие неблагоприятных факторов во время которой приводит к появлению аномалий в развитии.

Ключевые слова: морфогенез, андроцей, пыльник, *Ericaceae, Rhododendron schlippenbachii, R. luteum.*

В настоящее время интенсивно проводятся исследования в области репродуктивной биологии растений, дающей целостное представление о системе размножения видов. Крайне важно выявить основные параметры, которые определяют репродуктивный успех. Особенно это касается растений при интродукции, когда семенное размножение сопряжено с трудностями, в связи с неадекватными условиями произрастания, их нестабильностью во время основных периодов развития, отсутствием необходимых переносчиков пыльцы во время цветения. Для общей оценки успешности репродукции важное значение приобретает изучение андроцея и пыльника, нормальное прохождение репродукционных процессов в которых обеспечивает формирование жизнеспособной пыльцы.

К растениям, показатель плодоношения и семенной продуктивности которых в условиях интродукции является низким по сравнению с местами естественного произрастания, относятся представители рода *Rhododendron* L. (сем. *Ericaceae*). Следует отметить, что многие из них являются декоративными и лекарственными растениями. Эмбриологически рододендроны изучены очень слабо. Что касается мужской генеративной сферы, то исследовались чаще всего особенности строения андроцея, морфология тычинок и отдельные стадии развития пыльника (Александрова, 1975, 1989; Кондратович, 1981; Пачулия, 1982; Escaravage et al., 1997, 2001). Фрагментарны данные по ранним стадиям формирования микроспорангия, состоянию пыльника во время осенне-зимнего и зимне-весеннего периодов вегетации. Представления о закономерностях образования стенки микроспорангия являются дискуссионными (Батыгина и др., 1963; Якобсон, 1968, 1969, 1974; Hermann, Palser, 2000). Все это побудило нас провести детальное исследование основных этапов морфогенеза андроцея и пыльника у двух видов рододендрона: *Rhododendron luteum* Sweet (рододендрон желтый) и *R. schlippenbachii* Maxim. (рододендрон Шлиппенбаха). Оба вида относятся к листопадным кустарникам, имеют различное географическое происхождение (кавказский вид — *R. luteum*, дальневосточный вид — *R. schlippenbachii*) и разные ареалы (в пределах России *R. schlippenbachii* произрастает в Хасанском районе Приморского края, *R. luteum* — на юге Краснодарского и Ставропольского краев, в Кабардино-Балкарской Республике, Северной Осетии, Дагестане — Александрова, 1975). Исследуемые виды относятся к различным секциям подрода *Pentanthera* рода *Rhododendron*: *R. luteum* входит в состав секции *Pentanthera*, а *R. schlippenbachii* — секции *Sciadorhodion* (Cox P., Cox K., 1997). Виды различаются также окраской цветков: *R. schlippenbachii* имеет крупные нежно-розовые цветки, а *R. luteum* — ярко-желтые с сильным ароматом.

Материал и методика

Наблюдения за растениями *Rhododendron schlippenbachii, R. luteum* и сбор материала проводили в течение 2002—2006 гг. в ботанических садах С.-Петербурга: С.-Петербургской государственной лесотехнической академии (СПбГЛА) и Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН РАН). Исследуемые растения произрастают в открытом грунте.

Для световой микроскопии бутоны и цветки фиксировали в смеси FAA (70%-й этиловый спирт, 40%-й формалин, ледяная уксусная кислота в пропорции 100 : 7 : 7). Обработка материала проводилась по общепринятой методике (Паушева, 1974).

Срезы толщиной 10—14 мкм окрашивали фуксин-сернистой кислотой по Фельгену (окраска ядер и выявление в них хроматина). Для подкраски цитоплазмы использовали гематоксилин по Эрлиху, для окраски оболочек — алциановый синий.

Микрофотографии получены с помощью фотокамеры, соединенной с микроскопом «Zeiss Axioskop-2» и сканирующего электронного микроскопа «JSM-35». Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-7У. Изображения растений получены с помощью цифровой фотокамеры и методом сканерографии (Герасимов, 2004).

Результаты исследования и обсуждение

У обоих видов развитие репродуктивных органов охватывает два вегетационных периода. Во время первого периода в генеративных почках происходят процессы микро- и мегаспорогенеза, в течение второго — формирование пыльцы, зародышевого мешка, цветение, оплодотворение, формирование и созревание семян и плодов. Заложение репродуктивных органов обычно начинается в июле—августе, в период покоя растения вступают в конце сентября—начале октября. Развитие бутонов возобновляется в марте—апреле следующего года. Время заложения, скорость формирования генеративных почек и сроки цветения в значительной степени зависят от погодных условий (Бабро и др., 2007).

Андроцей. Для представителей рода *Rhododendron* характерны зигоморфные, обоеполые, спайнолепестные цветки. Тычинок 5—10, реже их число достигает 20 (Пачулия, 1982). Расположение тычинок циклическое, чаще они образуют два круга (Takhtajan, 1997), однако у некоторых видов наружный круг тычинок отсутствует (Жуковский, 1964). У многих видов *Rhododendron* описан диморфизм тычинок (Macqueen Cowan, Davidian, 1948; Александрова, 1975, 1989; Кондратович, 1981; Escaravage et al., 1997, 2001; Danet, 2005). По мнению одних авторов (Escaravage et al., 1997, 2001), диморфизм тычинок при двухкруговом расположении проявляется в том, что они различаются по длине в наружном и внутреннем кругах. По мнению других исследователей (Александрова, 1975, 1989), в этом случае предпочтительнее разделять тычинки разной длины на «верхние» и «нижние».

У изученного нами *R. schlippenbachii* андроцей представлен 10 тычинками в виде двух кругов. Анализ строения цветка свидетельствует о том, что разнообразие тычинок по таким характеристикам, как «длинные» и «короткие», «верхние» и «нижние», не указывает на их принадлежность к разным кругам. В каждом круге имеются тычинки, различающиеся по положению и размерам в ходе развития цветка, при этом, как правило, тычинке с более длинной тычиночной нитью одного круга противолежит тычинка с короткой тычиночной нитью другого круга. В отличие от представлений М. С. Александровой (1975, 1989) мы считаем, что независимо от принадлежности к кругу по морфологическим критериям тычинки можно подразделить не на 2, а на 3 группы: верхние, средние и нижние. На ранних стадиях развития, когда еще только начинается дифференциация на тычиночную нить и пыльник, тычинки в бутоне располагаются следующим образом: 4 верхние, 4 средние и 2 нижние. В процессе первого периода вегетации длина тычиночной нити некоторых тычинок изменяется незначительно, что приводит к их перераспределению в бутоне: 3 верхние, 4 средние и 3 нижние. С началом второго периода вегетации взаимоположение тычинок продолжает изменяться и к раскрыванию цветка самыми длинными оказываются 5 тычинок в верхней части, тогда как в средней части тычинки средних размеров (4) и в основании цветка находится, как правило, одна короткая тычинка (рис. 1, *1—4*; табл. I, *1—4*). Следует подчеркнуть, что изменяется не только соотношение верхних, средних и нижних тычинок, но и их положение в цветке: с абаксиальной стороны расположены преимущественно длинные тычинки, а с адаксиальной — средние и короткие. Различия между тычинками проявляются не только в длине тычиночных нитей, но и длине пыльника: в коротких тычинках длина пыльника составляет 1.0—2.5 мм, в длинных — 3.0—4.0 мм при одинаковой ширине пыльников. Как мы увидим далее, тычинкам этого вида присуща также асинхронность в развитии — в верхней части цветка тычинки всегда находятся на более продвинутой стадии по сравнению с остальными тычинками.

У *R. luteum* андроцей образован 5 тычинками, расположенными в один круг. Тычинки обычно незначительно различаются по длине, иногда они все одинаковые. Заметных различий в размерах пыльников также не наблюдается (рис. 1, *5, 6*; табл. I, *5—7*).

Для представителей сем. *Ericaceae* характерна инверсия пыльников (изгиб тычиночной нити в верхней части и ее срастание со связником, в результате которого морфологически нижний конец пыльника становится вторично апикальным) (Якобсон, 1968). Время прохождения этого процесса различно — у *Rhododendron* он завершается на ранних стадиях формирования пыльников, тогда как у некоторых других представителей семейства (например, *Enkianthus*) — только перед цветением (Hermann, Palser, 2000).

Как показало наше исследование, у *R. schlippenbachii* инверсия пыльников осуществляется на самых ранних стадиях дифференциации тычинки, в ходе конгенитального срастания, и на стадии образования спорогенных клеток этот процесс полностью завершается (Бабро, 2007). Каждая тычинка снабжена одним сосудистым пучком, который проходит по тычиночной нити и затем, изгибаясь, оканчивается в связнике. Поэтому на поперечных срезах проводящий пучок виден не только в центре связника между микроспорангиями пыльника, но и в месте срастания связника и тычиночной нити (рис. 1, *7, 8*). Нами обнаружены аномалии в ходе морфогенеза тычинок. В отдельных бутонах после стадии мейоза наблюдается неполная инверсия всех или отдельных пыльников. Соответственно поры, визуально различимые на этой стадии как более светлые области пыльника, имеют не апикальное, характерное для *Rhododendron*, а базальное или латеральное положение (табл. I, *8, 9*).

Микроспорангий. Пыльник у изученных видов рододендрона 4-гнездный, гнезда (микроспорангии) попарно объединены в 2 теки. Перед вскрыванием пыльника перегородки в теках разрушаются и пары гнезд с каждой стороны связника объединяются.

Генезис пыльника наиболее подробно изучен нами у *R. schlippenbachii*. На ранних этапах развития, когда уже произошла дифференциации тычинки на пыльник и тычиночную нить, пыльник состоит из однородных клеток, окруженных эпидермой. В дальнейшем в субпидермальном слое каждого гнезда пыльника дифференцируется группа инициальных клеток, которые образуют как слои микроспорангия, так и археспориальные клетки (рис. 2, *1*). После периклинального деления центральной субэпидермальной клетки наружу отделяется **археспориальная** клетка, а внутрь — клетка, из которой формируется **проксимальная** (ближайшая к связнику) часть стенки микроспорангия (рис. 2, *2*). Латеральные субэпидермальные инициальные клетки за счет делений образуют **латеральные** части стенки

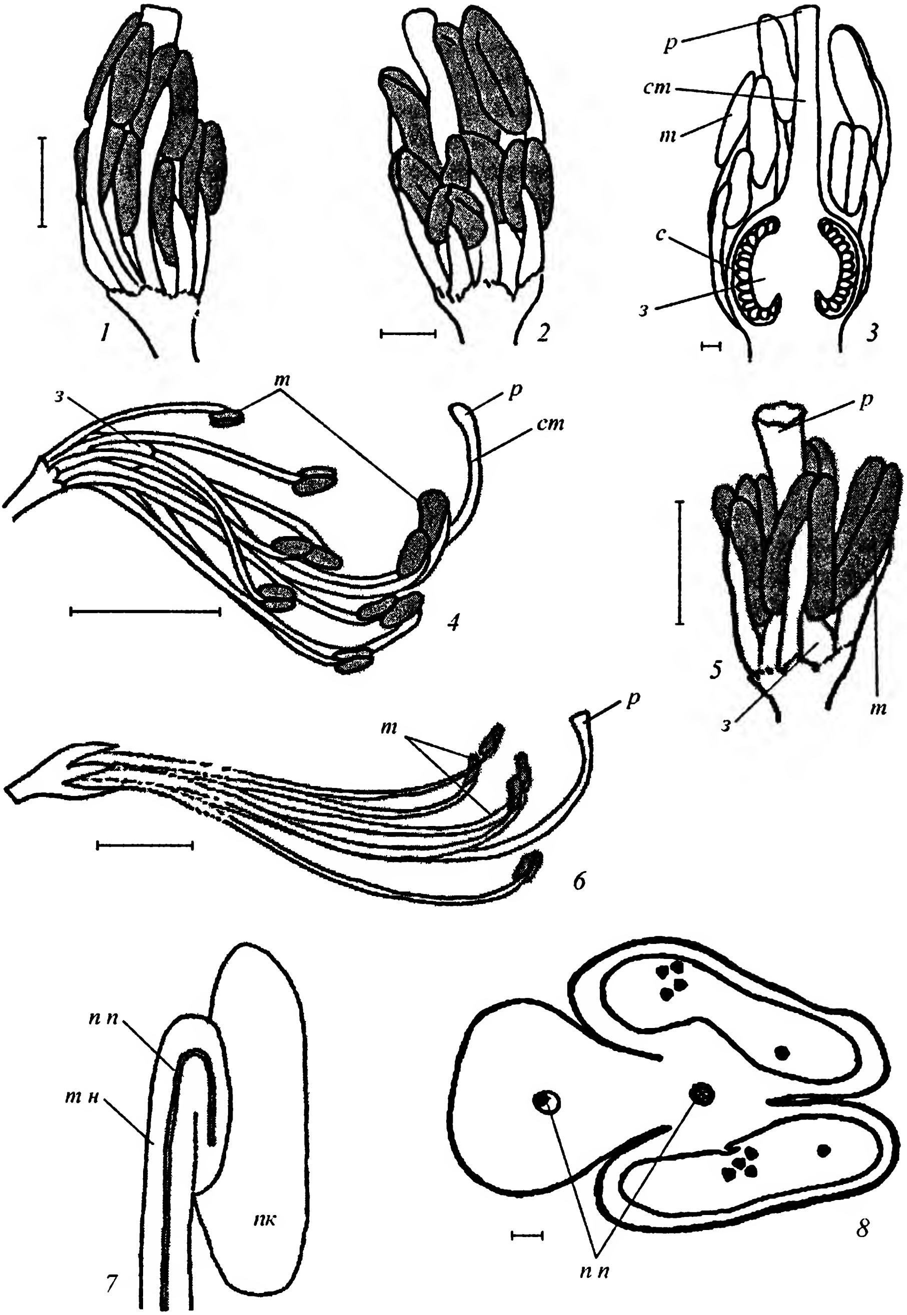


Рис. 1. Строение андроцея у *Rhododendron schlippenbachii* (*1*—*4*, *7*, *8*) и *R. luteum* (*5*, *6*).

1, *2*, *5* — расположение тычинок и пестика в бутоне; *3* — продольный срез бутона (околоцветник удален); *4*, *6* — расположение тычинок и пестика во время цветения; *7*, *8* — инверсия пыльника на продольном (*7*) и поперечном (*8*) срезах. *з* — завязь, *р* — рыльце, *с* — семязачаток, *пк* — пыльник; *п п* — проводящий пучок; *ст* — столбик, *т* — тычинка; *т н* — тычиночная нить. Масштабные линейки, мм: *1*, *2*, *5* — 1; *3*, *8* — 0.2; *4*, *6* — 10.

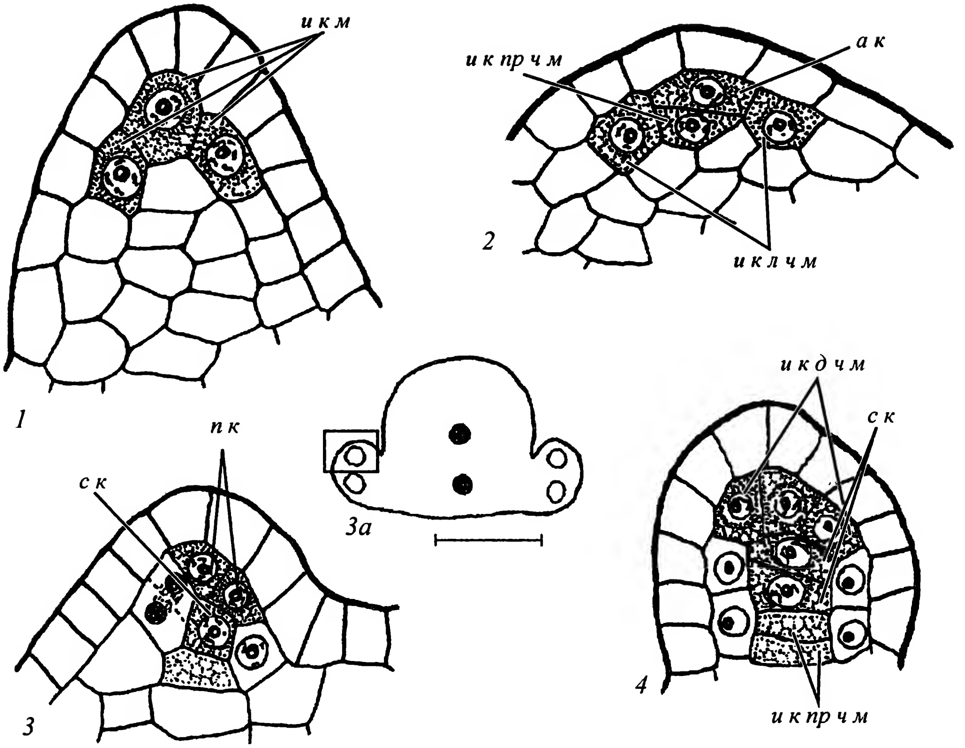


Рис. 2. Формирование микроспорангия и возникновение различий в судьбе слоев их стенки на ранних стадиях развития пыльника у *Rhododendron schlippenbachii*.

1 — дифференциация инициальных клеток микроспорангия в субэпидермальном слое; *2* — деление центральной субэпидермальной клетки на археспориальную (наружу) и инициальную клетку проксимальной части стенки микроспорангия (внутрь); *3* — деление одной из латеральных субэпидермальных клеток, образующих инициали латеральной части стенки микроспорангия; *4* — кольцо слоев стенки микроспорангия во время образования тяжей спорогенных клеток; *3а* — схема пыльника на поперечном срезе, на которой показано положение исследованного микроспорангия. *а к* — археспориальная клетка, *и к д ч м* — инициальные клетки дорзальной части микроспорангия, *и к л ч м* — инициальные клетки латеральной части микроспорангия, *и к м* — инициальные клетки микроспорангия, *и к пр ч м* — инициальные клетки проксимальной части микроспорангия, *п к* — париетальные клетки, *с к* — спорогенные клетки. Масштабные линейки, мкм: *1—4* — 30; *3а* — 50.

микроспорангия. В результате периклинальных делений археспориальных клеток возникают наружный (париетальные клетки) и внутренний (спорогенные клетки) слои микроспорангия (рис. 2, *3*). Клетки париетального (постенного) слоя формируют **дистальную** часть стенки микроспорангия (рис. 2, *4*). Как уже было отмечено, к моменту образования спорогенных клеток в микроспорангии завершается инверсия пыльников (рис. 2, *3а*).

Спорогенные клетки претерпевают ряд делений и становятся микроспороцитами, или материнскими клетками микроспор. Клетки париетального слоя делятся периклинально, при этом образуются 2 слоя, имеющие различную судьбу. Внутренний слой, примыкающий к микроспороцитам, преобразуется в тапетум. Клетки наружного слоя, продолжая делиться в том же направлении, образуют эндотеций и средний слой (рис. 3, *1, 2*). В дальнейшем деления отмечаются только в среднем слое, в результате чего в стенке микроспорангия формируются 2—3 средних слоя (рис. 3, *3*; 4, *1*). Следует отметить, что в ходе всех этих трансформаций происходит постепенное морфологическое обособление тычиночной нити от пыльни-

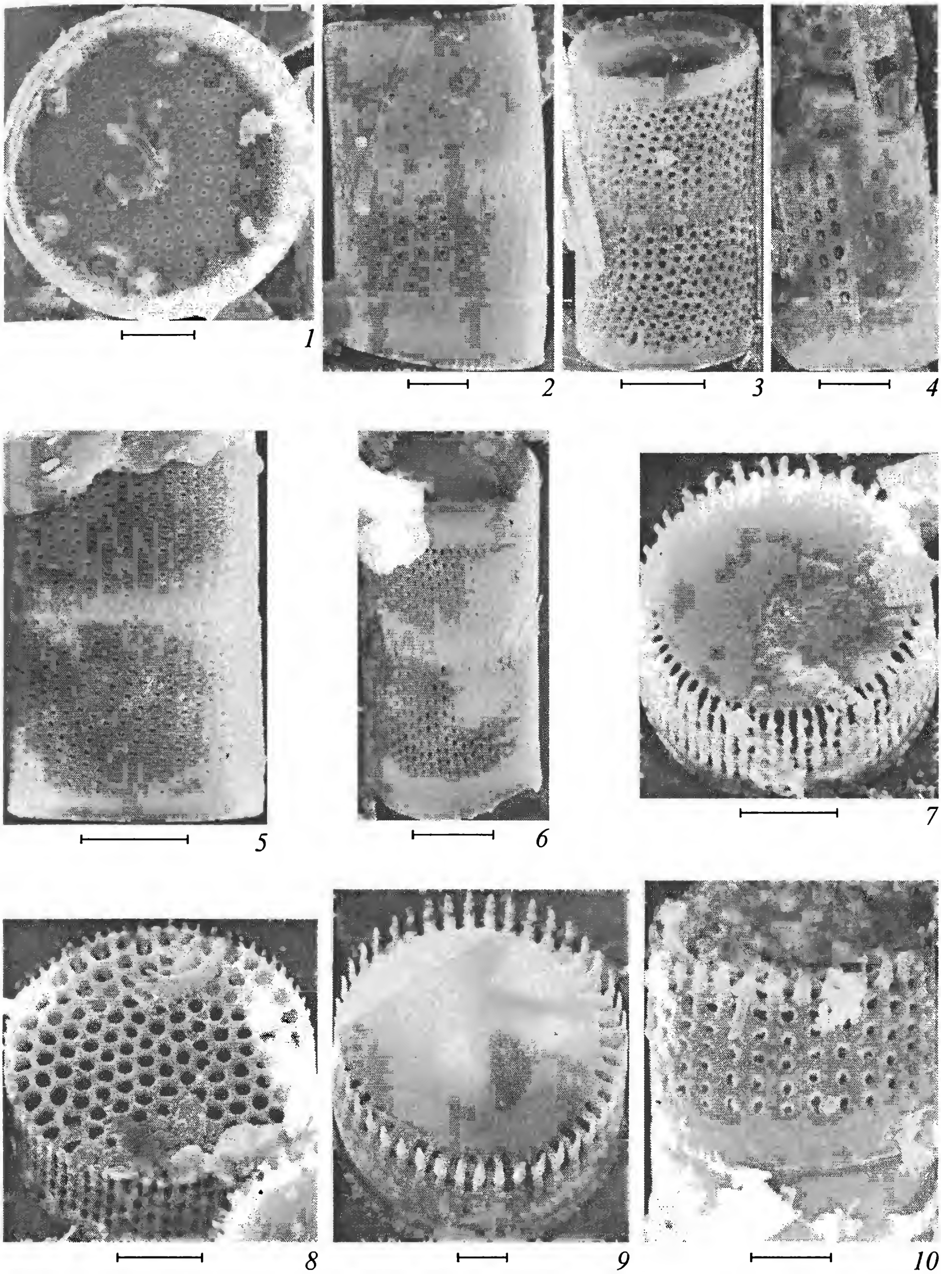


Таблица I.

1 — *Actinocyclus normanii*, *2* — *Aulacoseira alpigena*, *3* — *A. ambigua*, *4* — *A. granulata*, *5* — *A. islandica*, *6* — *A. italica*, *7* — *A. lacustris*, *8* — *A. nivalis*, *9* — *A. perglabra*, *10* — *Aulacoseira* cf. *pfaffiana*. *1* — створка с внутренней поверхности; *2—6*, *10* — загиб створки с шипами (с наружной поверхности); *7—9* — створка с наружной поверхности (СЭМ). Масштабные линейки, мкм: *1*, *3—8* — 5; *2*, *9*, *10* — 2.

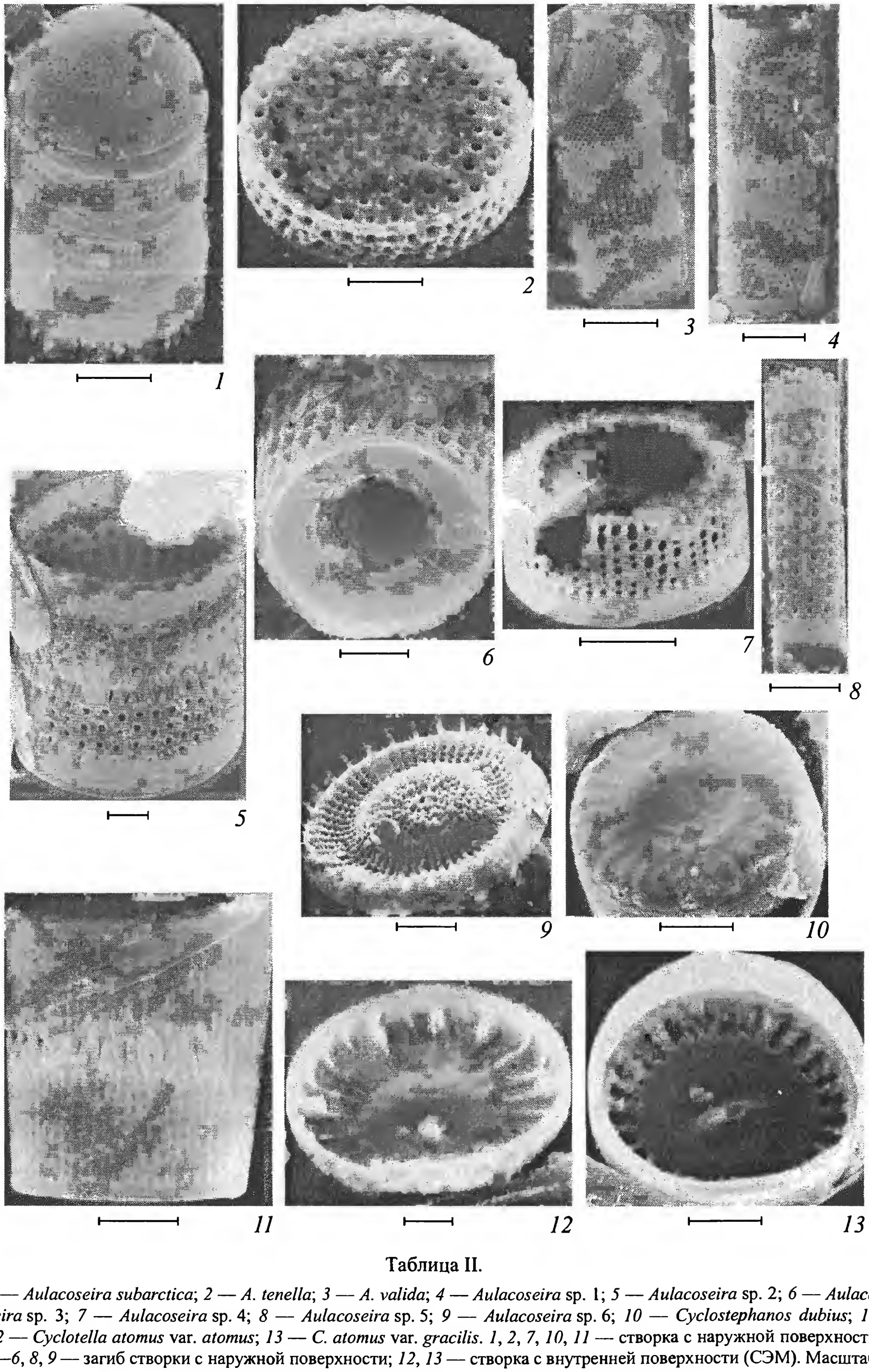


Таблица II.

1 — *Aulacoseira subarctica*; *2* — *A. tenella*; *3* — *A. valida*; *4* — *Aulacoseira* sp. 1; *5* — *Aulacoseira* sp. 2; *6* — *Aulacoseira* sp. 3; *7* — *Aulacoseira* sp. 4; *8* — *Aulacoseira* sp. 5; *9* — *Aulacoseira* sp. 6; *10* — *Cyclostephanos dubius*; *11*, *12* — *Cyclotella atomus* var. *atomus*; *13* — *C. atomus* var. *gracilis*. *1*, *2*, *7*, *10*, *11* — створка с наружной поверхности; *3*—*6*, *8*, *9* — загиб створки с наружной поверхности; *12*, *13* — створка с внутренней поверхности (СЭМ). Масштабные линейки, мкм: *1*, *3* — 10; *2*, *5*, *11*, *15* — 2; *4*, *6*—*10* — 5; *12* — 1.

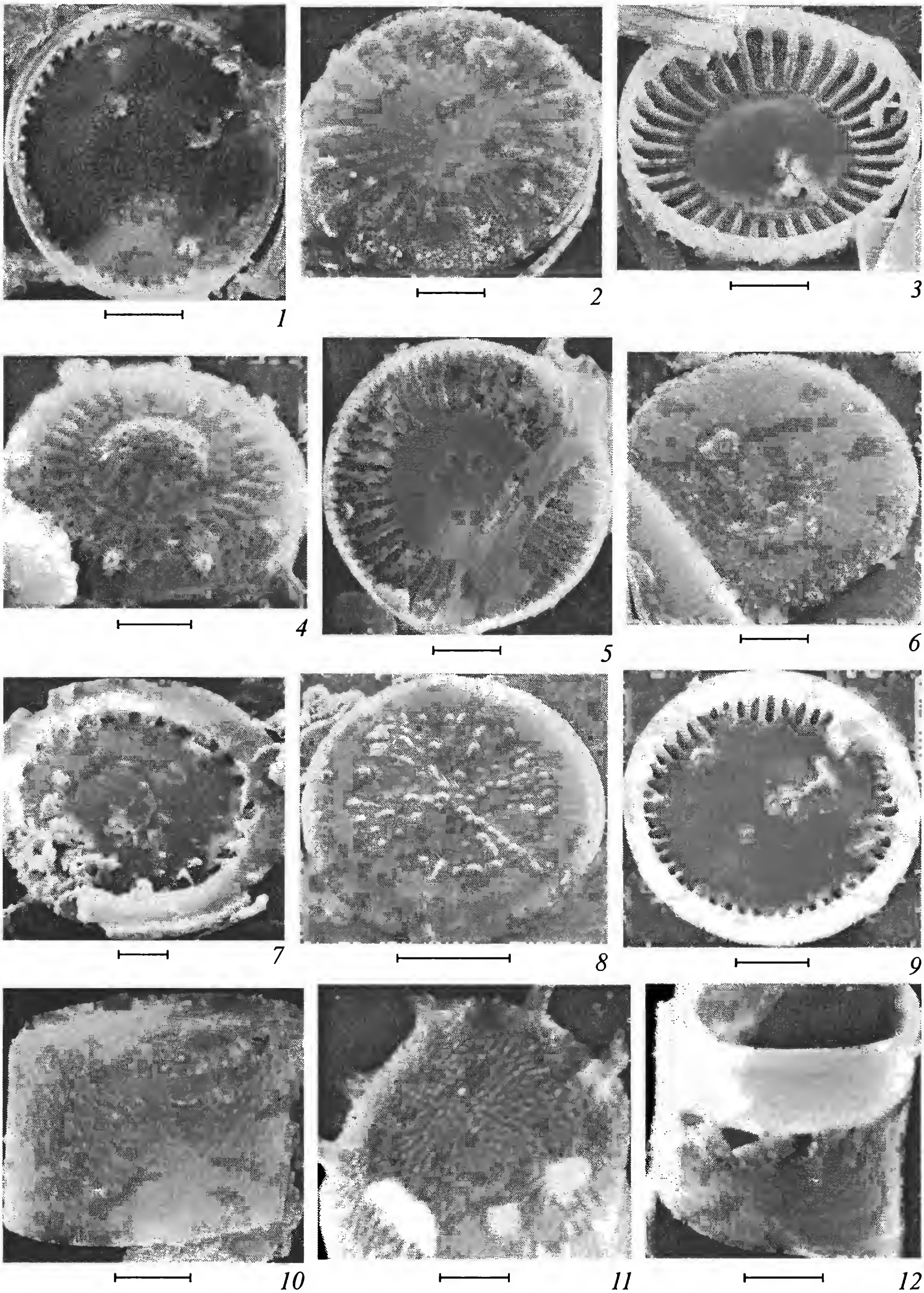


Таблица III.

1 — *Cyclotella bodanica*; *2* — *C. meduanae*; *3* — *C. meneghiniana*; *4*, *5* — *C. pseudostelligera*; *6* — *Cyclotella* cf. *radiosa*; *7* — *Cyclotella* sp. 1; *8*, *9* — *Cyclotella* sp. 2; *10* — *Melosira varians*; *11* — *Skeletonema potamos*; *12* — *S. subsalsum*. *1*, *3*, *5*, *7*, *9* — створка с внутренней поверхности; *2*, *4*, *6*, *8*, *10*, *11* — створка с наружной поверхности; *12* — загиб створки с наружной поверхности (СЭМ). Масштабные линейки, мкм: *1* — 10; *2*, *4*, *5*, *7*, *9*, *16* — 2; *3*, *6*, *8*, *10* — 5; *11* — 1.

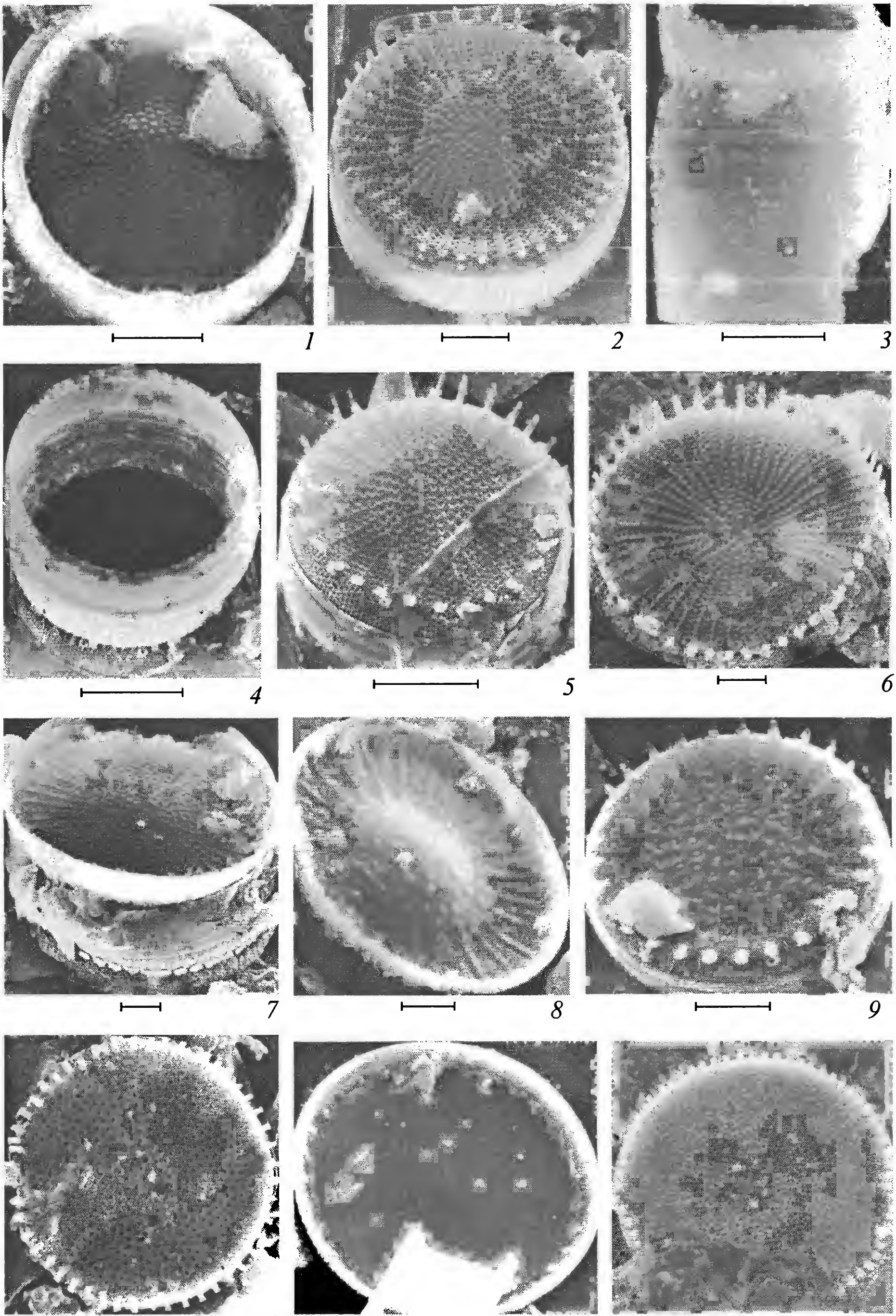


Таблица IV.

1 — *Stephanodiscus agassizensis*; *2* — *Stephanodiscus* cf. *alpinus*; *3* — *S. binderanus* var. *binderanus*; *4* — *S. binderanus* var. *oestrupii*; *5* — *S. hantzschii*; *6*, *7* — *S. invisitatus*; *8* — *S. makarovae*; *9* — *S. minutulus*; *10* — *Thalassiosira faurii*; *11* — *T. guillardii*; *12* — *T. weissflogii*. *1*, *4*, *7*, *8*, *11* — створка с внутренней поверхности; *2*, *5*, *6*, *9*, *10*, *12* — створка с наружной поверхности; *3* — загиб створки с наружной поверхности (СЭМ). Масштабные линейки, мкм: *1*—*5*, *10*, *12* — 5; *6*, *7*, *9*, *11* — 2; *8* — 1.

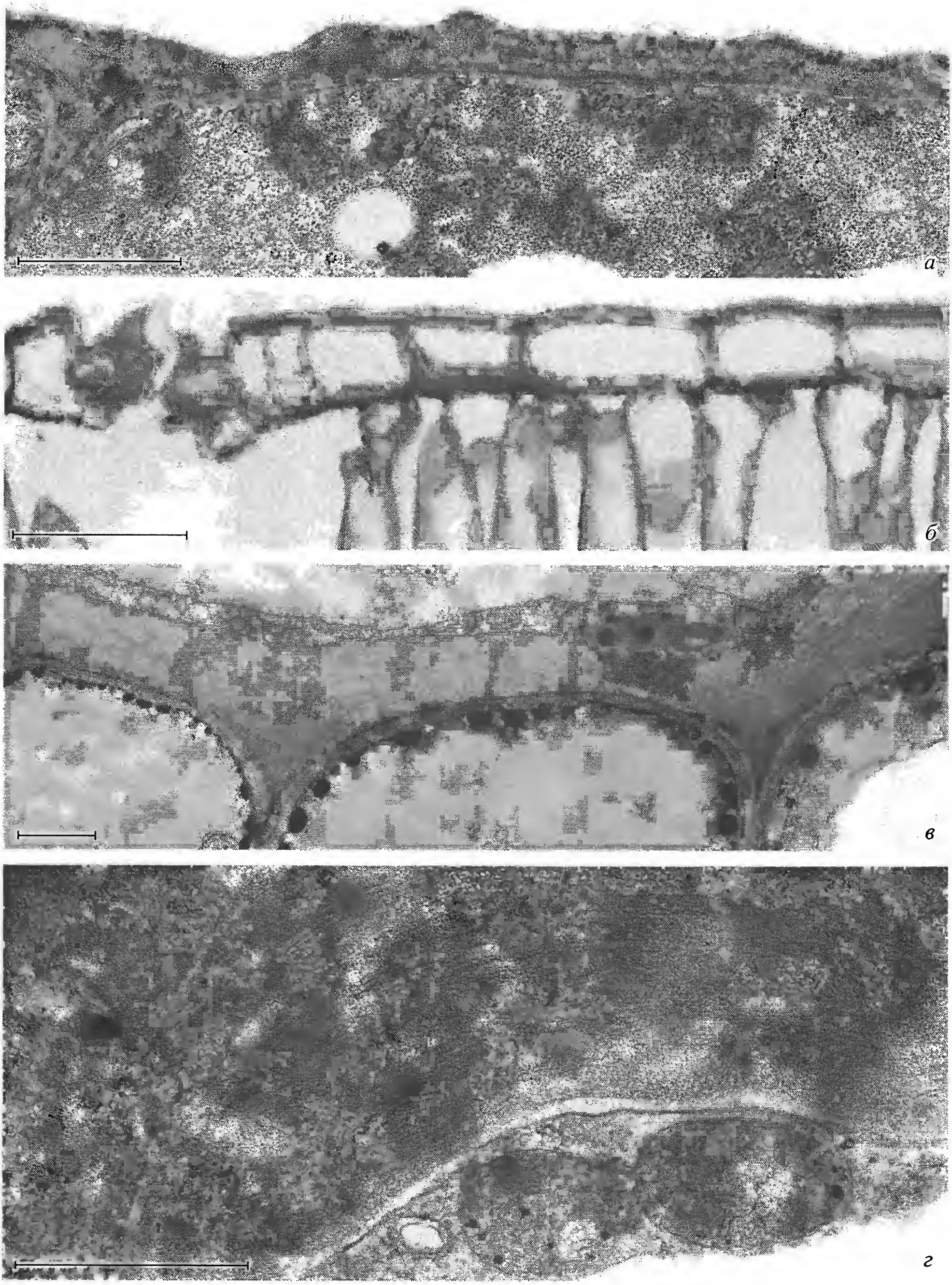
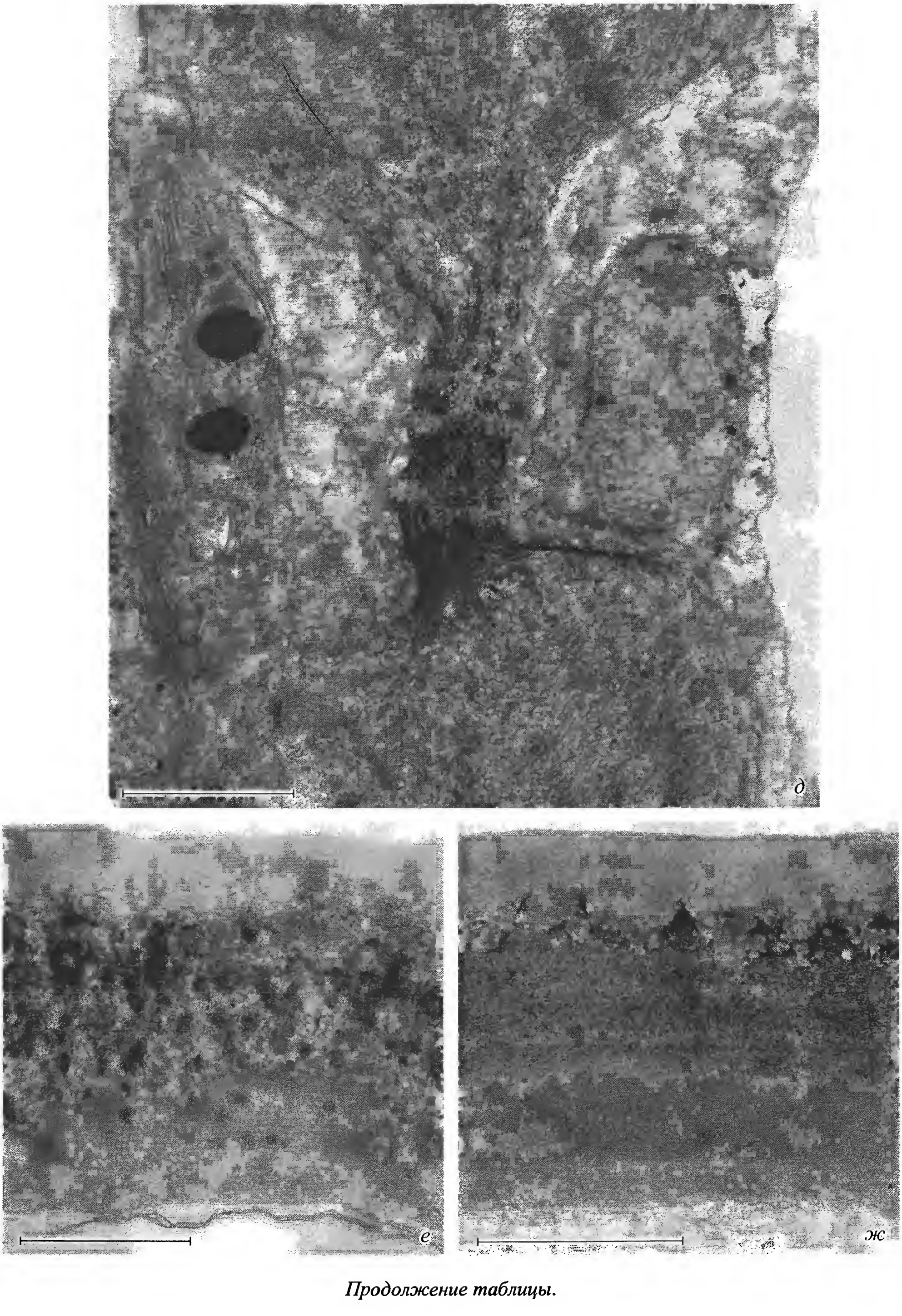


Таблица. Структура оболочки клеток верхнего эпидермиса листа *Populus deltoides*.

а — тонкая оболочка у клеток протодермы листового бугорка. *б* — равномерно утолщенная оболочка у клеток закончившего рост листа (световой микроскоп), *в* — стенка между клеткой эпидермиса (вверху) и клетками мезофилла (внизу), *г* — слоистость участка наружной стенки, *д* — пора с плазмодесмами в антиклинальной стенке клетки закончившего роста листа, *е* — гранулы кремнезема в наружной стенке клетки желтого листа, *ж* — кутикула закончившего рост листа. Масштабные линейки, мкм: *а*, *в* — 2.5; *б*, *г*, *д*—*ж* — 1.0.

К с. 1210



Продолжение таблицы.

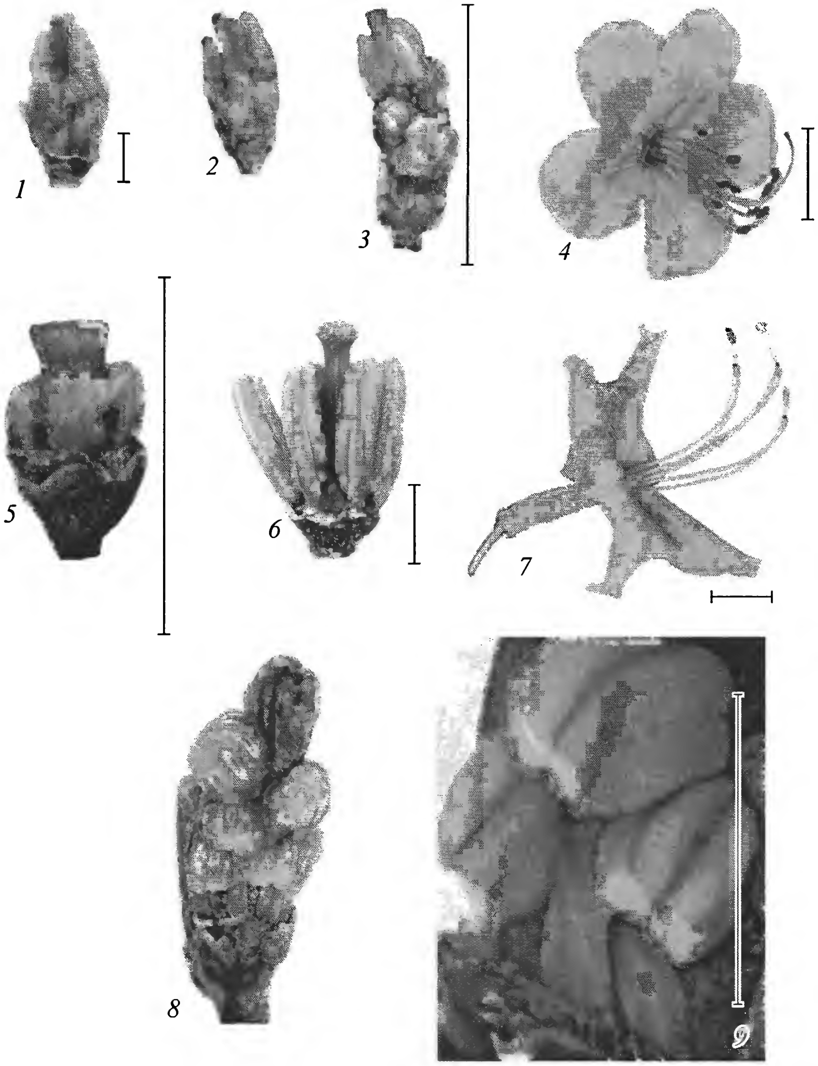


Таблица I. Строение андроцея у *Rhododendron schlippenbachii* (*1—4*, *8*, *9*) и *R. luteum* (*5—7*).

1 — после периода зимнего покоя; *2*, *3* — бутоны из одного соцветия перед раскрыванием; *4*, *7* — цветение; *5* — бутон из верхней части соцветия перед зимним покоем; *6* — бутон из нижней части соцветия после зимнего покоя; *8*, *9* — неполная инверсия пыльников, видно аномальное (не апикальное, а базальное и латеральное) расположение пор для вскрывания пыльника. Масштабные линейки, мм: *1*, *5*, *6*, *8*, *9* — 1; *2—4*, *7* — 10.

К с. 1228

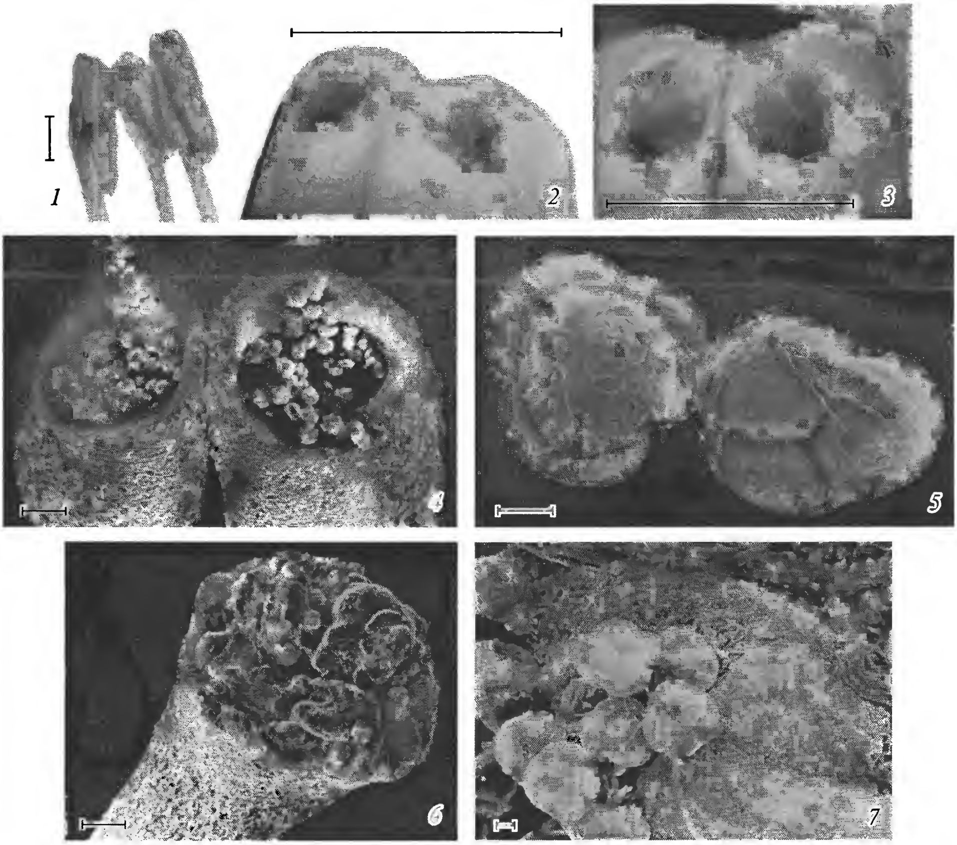


Таблица II. Вскрывание пыльников апикальными порами и строение пыльцы у *Rhododendron luteum* (*1*, *2*) и *R. schlippenbachii* (*3—7*).

1 — вскрывшиеся пыльники; *2* — апикальные поры в пыльнике; *3*, *4* — поры с пыльцой; *5* — тетрады пыльцевых зерен; *6* — столбик и рыльце, на поверхности которого видна пыльца; *7* — тетрады пыльцевых зерен с висциновыми нитями на рыльце. *1—3* — световая микроскопия, *4—7* — сканирующая электронная микроскопия. Масштабные линейки — *1—3* — 1 мм; *4—7* — 10 мкм.

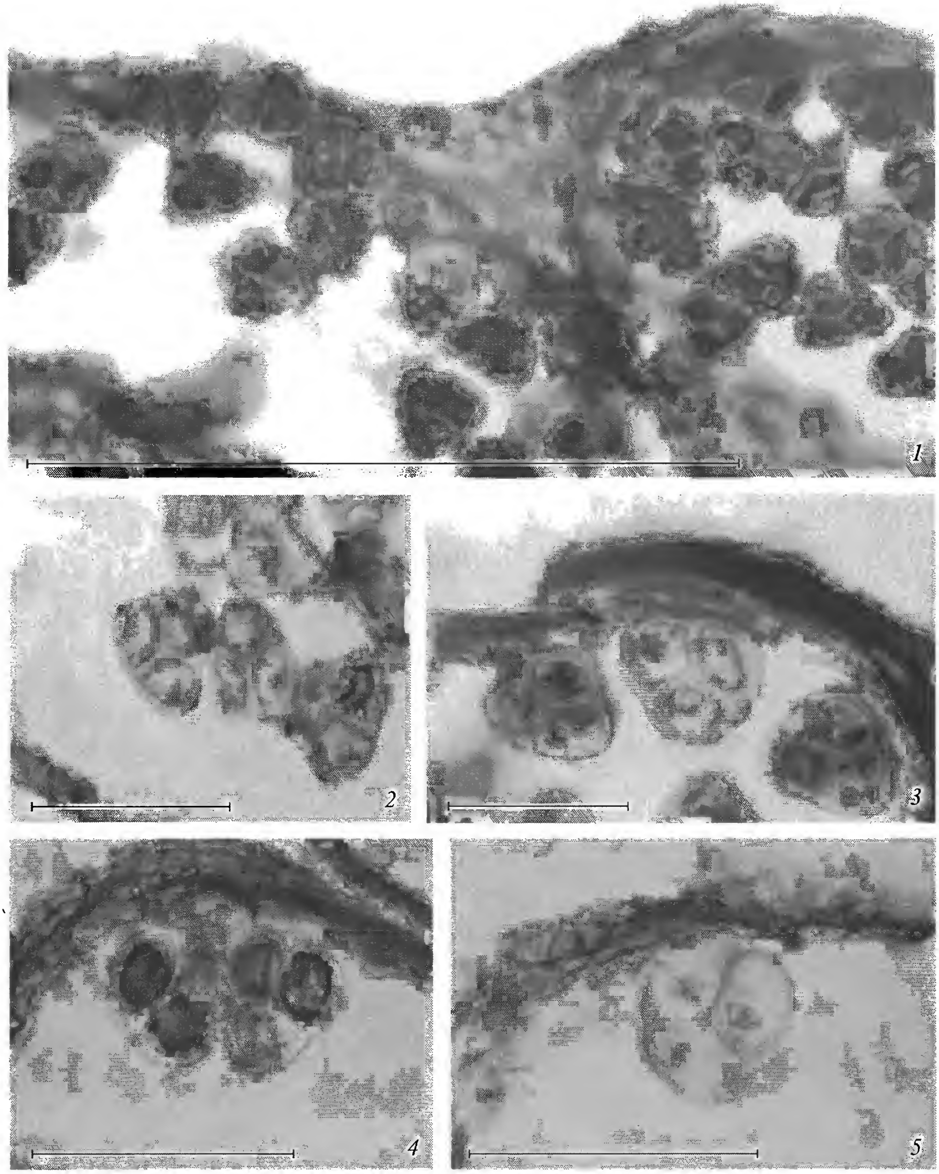


Таблица III. Микроспоры в начале постмейотического периода развития пыльника у *Rhododendron schlippenbachii.*

1, *2* — фрагмент пыльника верхней тычинки и строение микроспор перед уходом в состояние зимнего покоя; значительная часть микроспор, ядра которых расположены в центре тетрады, дегенерируют (*1*), в оставшихся нормальных микроспорах ядра смещены к периферии тетрады (*2*); *3*, *4* — микроспоры в пыльниках перед началом второго периода вегетации: *3* — микроспоры с ядрами в центре тетрады в пыльниках средних тычинок, в некоторых из них видны начальные признаки дегенерации; *4* — аномальные микроспоры в пыльниках верхних тычинок; *5* — деление ядер в микроспорах перед цветением. Масштабные линейки, мкм: *1* — 100, *2*—*5* — 50.

К с. 1230

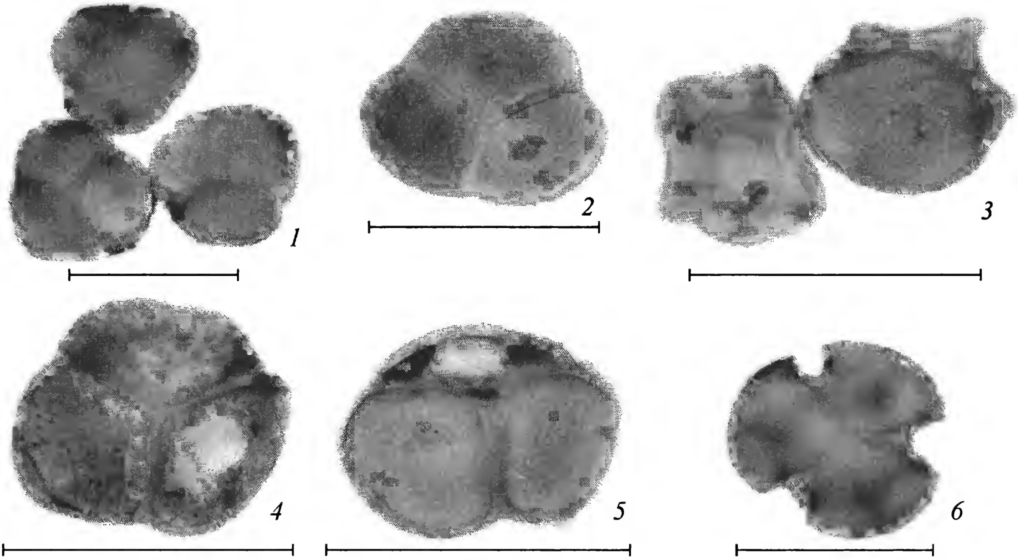


Таблица IV. Зрелая тетрадная пыльца *Rhododendron schlippenbachii*.

1, *2* — пыльца нормального строения; *3*—*5* — тетрады с разным количеством дегенерирующих пыльцевых зерен; *6* — тетрада, распадающаяся на отдельные пыльцевые зерна. Масштабная линейка — 50 мкм.

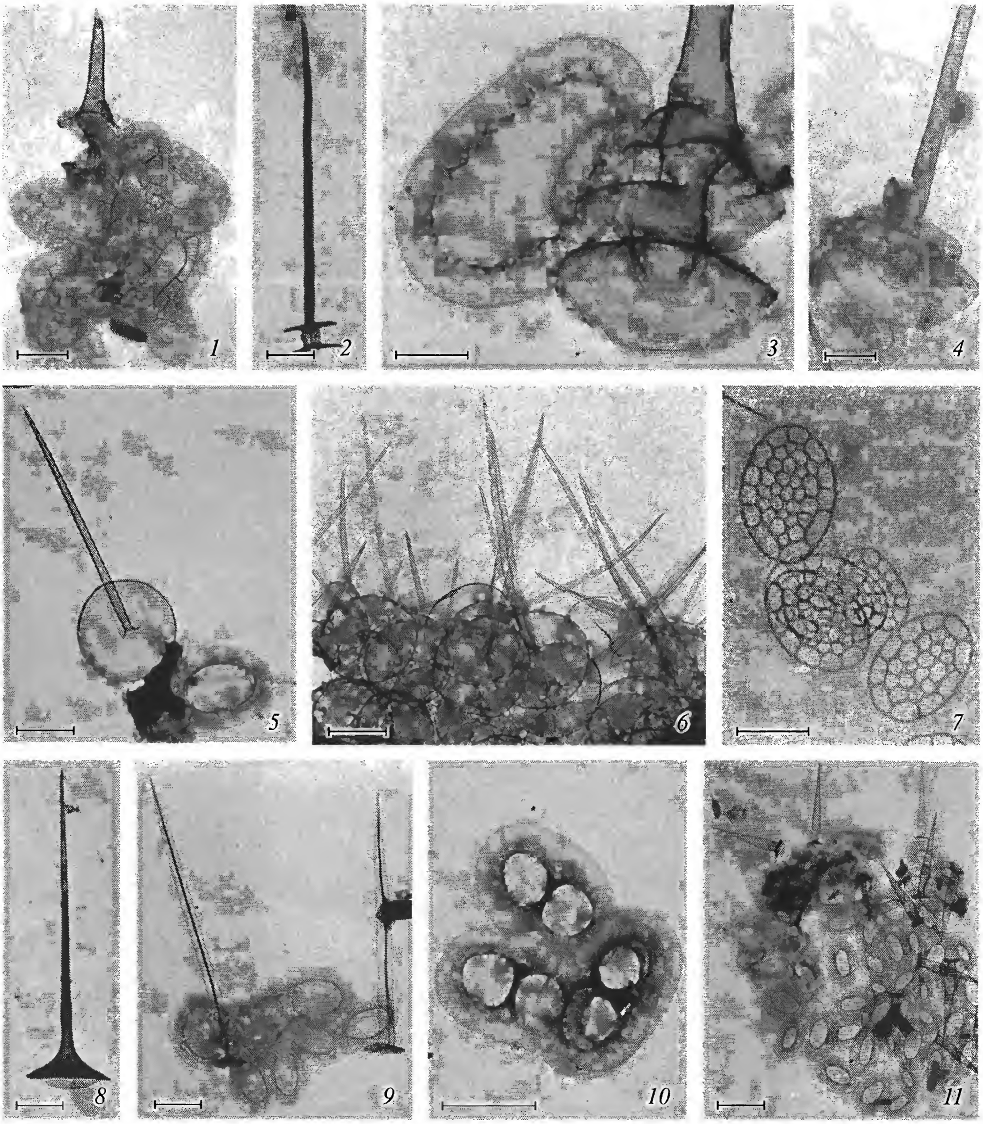


Таблица I. Кремниевые структуры клеток золотистых водорослей *Chrysospharella*, *Paraphysomonas* и *Spiniferomonas* (ТЭМ).

1 — *C. longispina*, чешуйки и шип; *2*—*3* — *C. brevispina*; *2* — шип, *3* — основание шипа и чешуйка; *4* — *C. coronacircumspina*, основание шипа; *5*—*6* — *P. vestita*: *5* — чешуйки с шипом и без шипа, *6* — часть панциря клетки; *7* — *P. butcherii*, чешуйки; *8* — *S. bourrellyi*, чешуйки с трубчатым шипом и без шипа; *9* — *S. trioralis*, чешуйки и трехгранные шипы; *10* — *S. cornutus*, билакунарные чешуйки; *11* — *S. abei*, панцирь клетки с чешуйками и шипами. Масштабные линейки, мкм: *1*, *3*, *7*—*8*, *11* — 1; *2*, *5*—*6* — 2; *4*, *10* — 0.5; *9* — 0.2.

К с. 1253

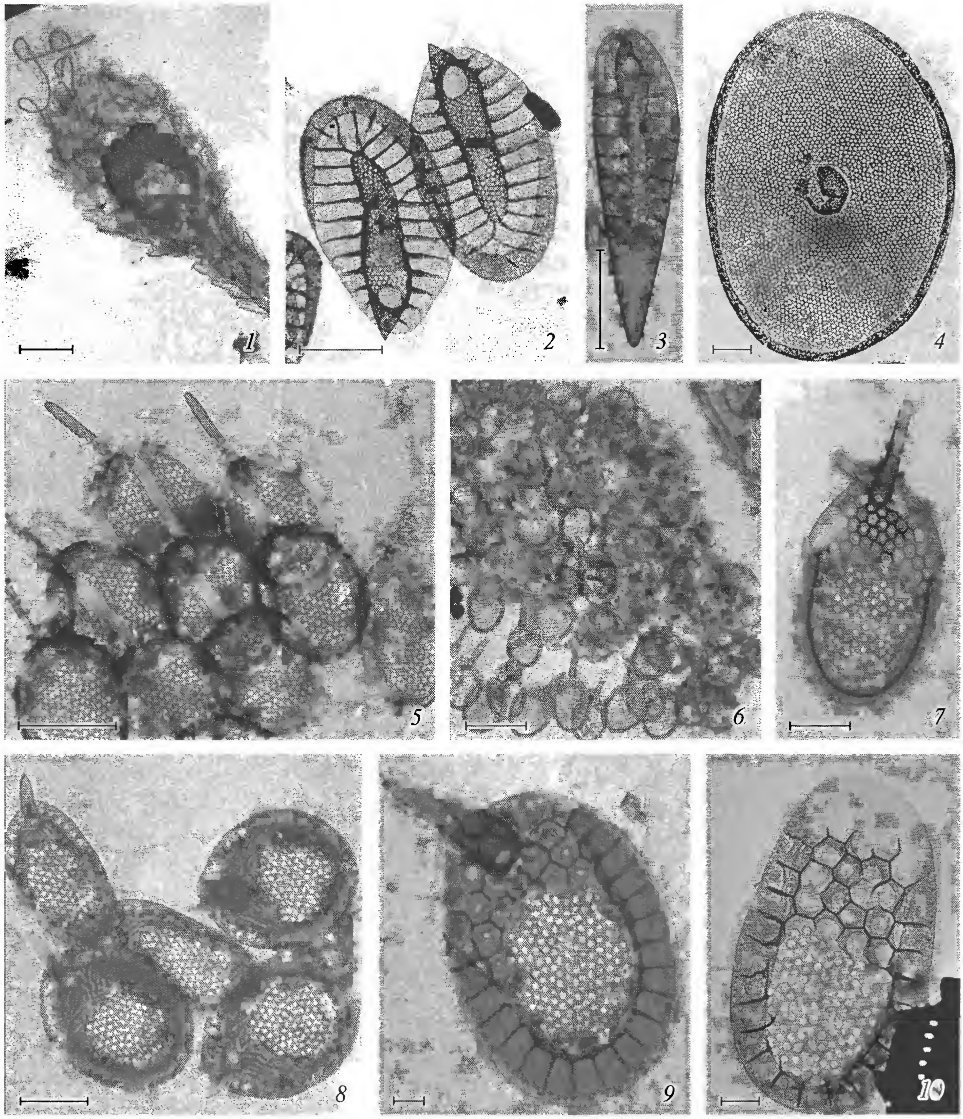


Таблица II. Кремниевые структуры панциря клеток золотистых водорослей рода *Synura* (ТЭМ).

1—3 — *S. petersenii*: *1* — клетка, *2* — чешуйки тела клетки, *3* — каудальная чешуйка; *4* — *S. lapponica*, чешуйка (по: Балонов, 1976); *5* — *S. sphagnicola*, чешуйки; *6—7* — *S. spinosa*: *6* — фрагмент панциря клетки, *7* — чешуйка; *8* — *S. echinulata*, чешуйки; *9—10* — *S. uvella*; *9* — каудальная чешуйка, *10* — чешуйка тела клетки. Масштабные линейки, мкм: *1*, *6* — 0.1; *2*, *3—5*, *7—10* — 0.5; *4* — 1; *9* — 0.2.

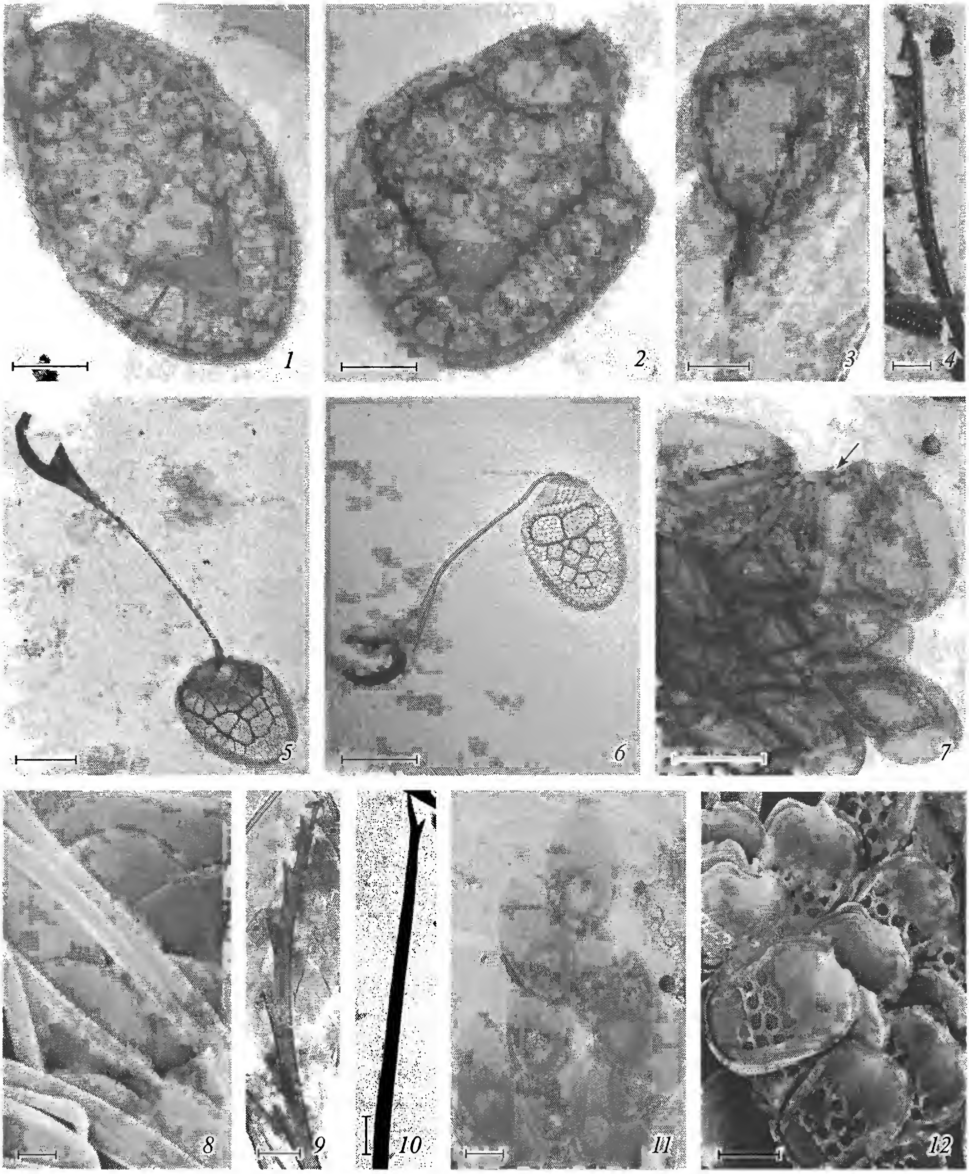


Таблица III. Кремниевые структуры панциря клеток золотистых водорослей рода *Mallomonas* (ТЭМ: *1—8*, *10*; СЭМ: *9*).

1—4 — *M. crassisquama*: *1* — чешуйка с куполом, *2* — апикальная чешуйка, *3* — каудальная чешуйка с шипом; *4* — щетинка со шлемом; *5* — *M. heterospina*, чешуйка с крючковатой щетинкой; *6* — *M. multinca*, чешуйка с крючковатой щетинкой; *7* — *M. alata*, воротник из треугольных чешуек отмечен стрелкой; *8—9* — *M. caudata*: *8* — часть панциря клетки, *9* — краспедодонтная щетинка; *10* — *M. alpina*, гладкая щетинка с псевдобифуркатным апексом; *11* — *M. akrokomos*, чешуйки панциря; *12* — *M. punctifera*, часть панциря клетки. Масштабные линейки, мкм: *1—8*, *12* — 1; *9—11* — 0.5.

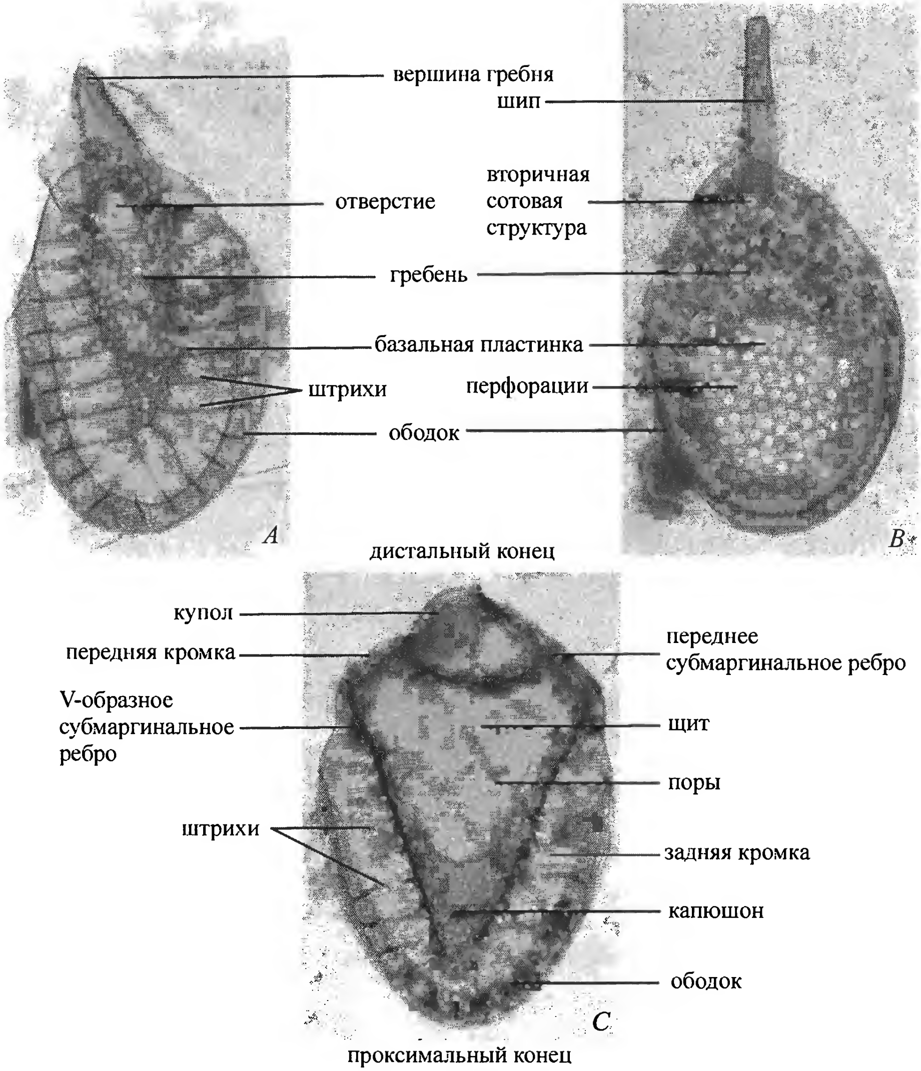


Таблица IV. Детали строения чешуек золотистых водорослей.

A—B — Synura; *C — Mallomonas*.

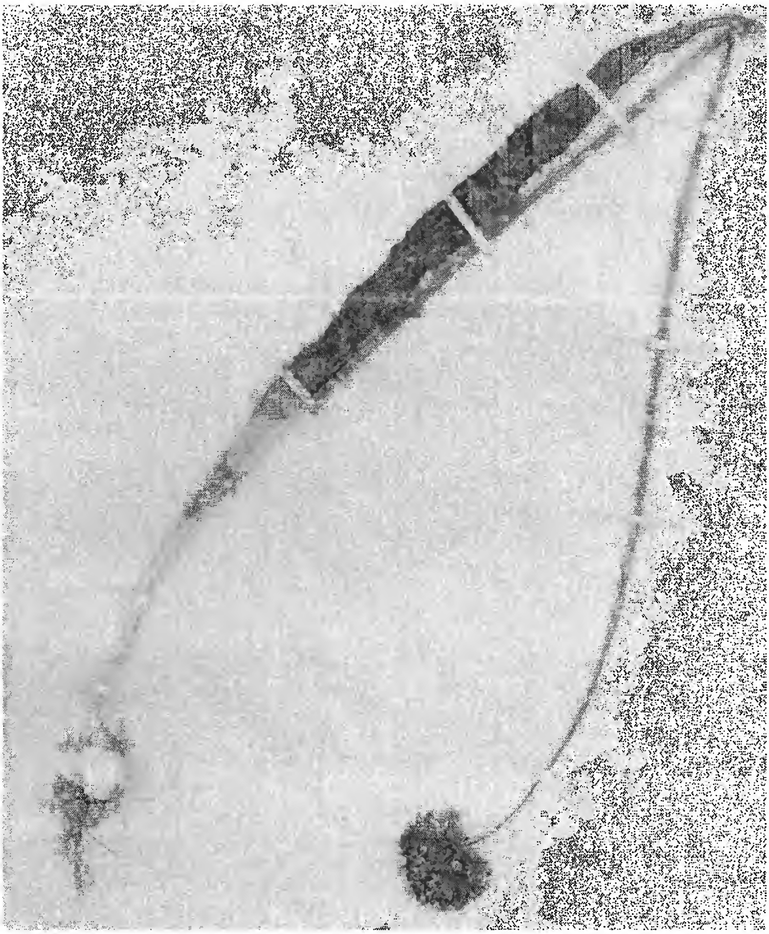


Таблица I. Типовой образец *Allium bekeczalicum* Lazkov.

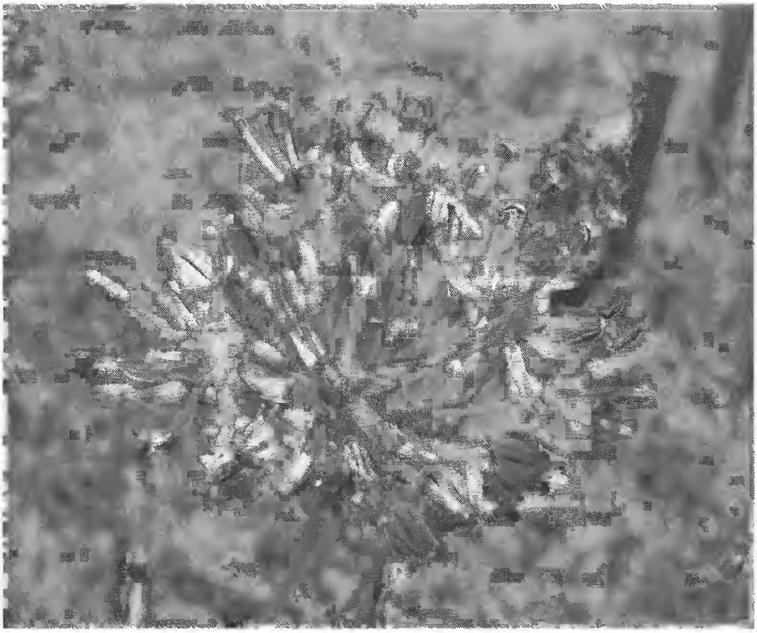


Таблица II. Соцветие *Allium bekeczalicum* Lazkov.

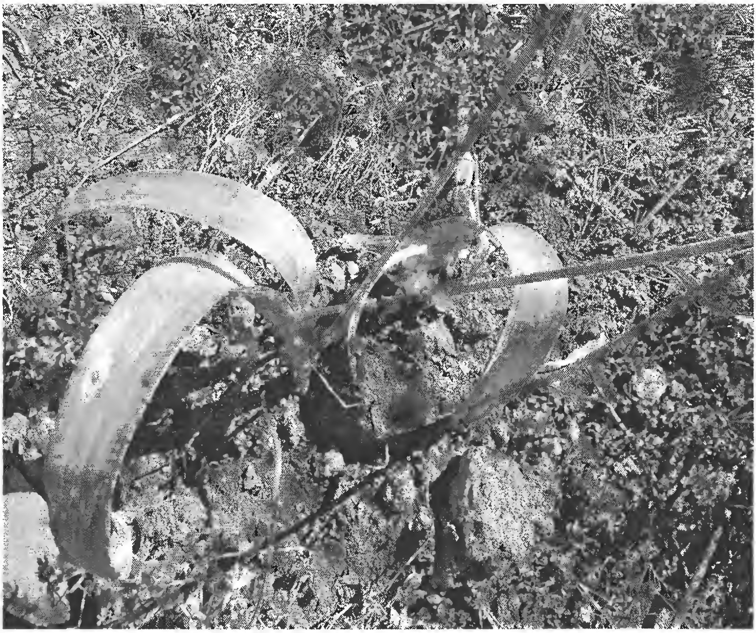


Таблица III. Листья *Allium bekeczalicum* Lazkov.

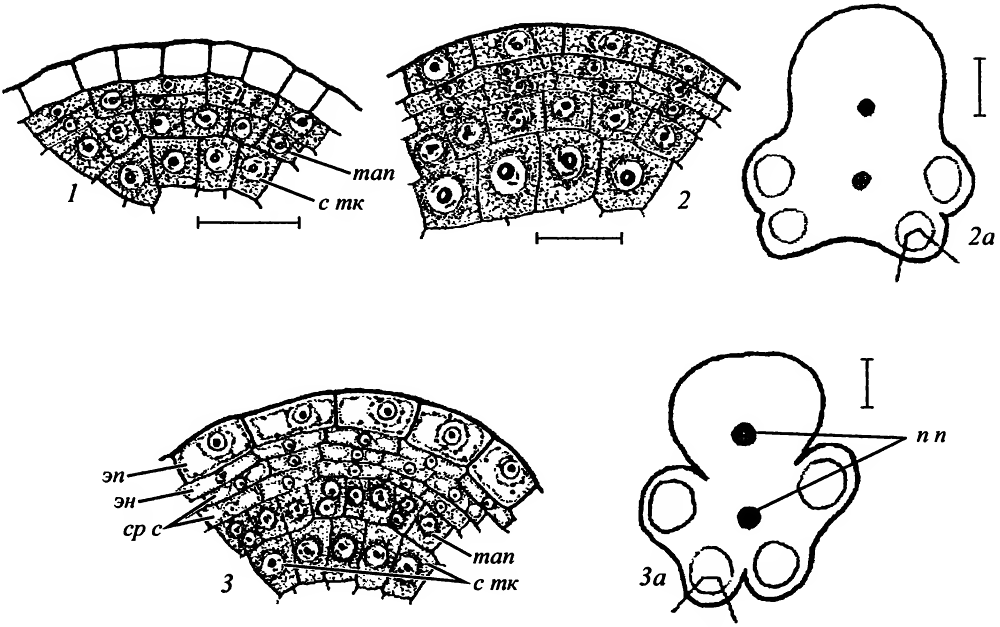


Рис. 3. Строение стенки микроспорангия *Rhododendron schlippenbachii* с дистальной стороны в период формирования микроспороцитов.

1 — микроспороциты перед мейозом, произошла дифференциация тапетума, в субэпидермальном слое деления с образованием эндотеция и среднего слоя; *2, 3* — микроспороциты во время профазы I мейоза, в стенке микроспорангия образовались эндотеций и 2 средних слоя, в клетках эпидермы видны крахмальные зерна; *2а, 3а* — схемы пыльников. *с тк* — спорогенная ткань, *ср с* — средний слой, *тап* — тапетум, *эн* — эндотеций, *эп* — эпидерма. Масштабные линейки, мкм: *1—3* — 30; *2а, 3а* — 50.

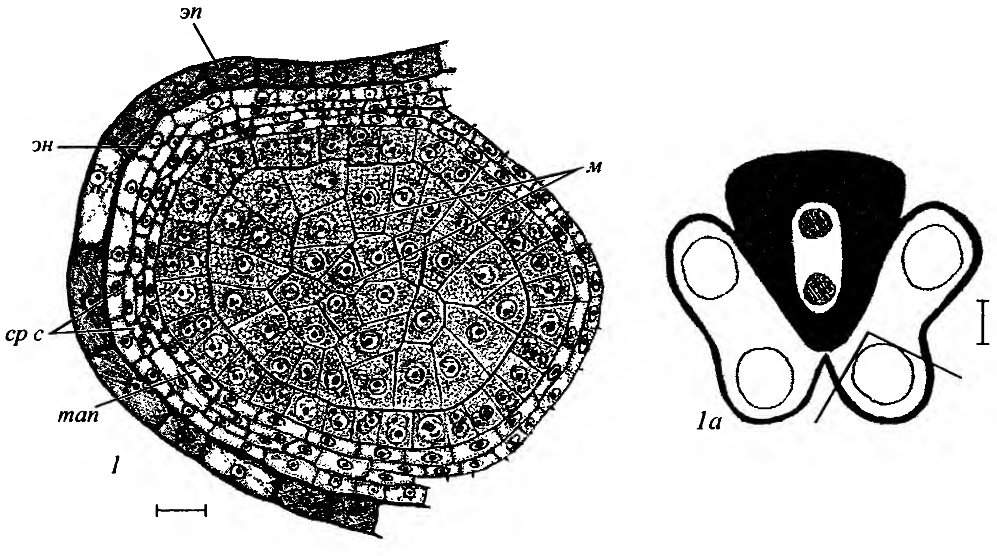


Рис. 4. Сформированный микроспорангий у *Rhododendron schlippenbachii*.

1 — сформированная стенка микроспорангия, видны 2—3 средних слоя, клетки тапетума различаются числом ядер: от одного полиплоидного до нескольких (2—4) диплоидных, в эпидерме начинают утолщаться радиальные и внутренние тангентальные стенки и аккумулируется слизь полисахаридной природы; *1а* — схема пыльника, на которой в связнике показана локализация клеток со слизью. *м* — микроспороцит, остальные обозначения, как на рис. 3. Масштабные линейки, мкм: *1* — 10, *1а* — 50.

ка в области изгиба тычинки (рис. 3, *2а, 3а*; 4, *1а*). Таким образом, сформированная стенка микроспорангия представлена 5—6 слоями: эпидермой, эндотецием, 2—3 средними слоями и тапетумом (рис. 4, *1*).

Микроспорогенез. Микроспороциты крупные, вытянутой формы, плотно примыкают друг к другу. Их количество на поперечном срезе составляет 35—40 (рис. 4, *1*; 5, *1*). Между плазмалеммой и оболочкой микроспороцитов, прежде всего клеточных стенок со стороны тапетума, в начале профазы I начинает откладываться каллоза (рис. 5, *2*). Тетрады микроспор формируются по симультанному типу. После первого деления мейоза образуется 2-ядерная клетка (рис. 5, *3*), после второ-

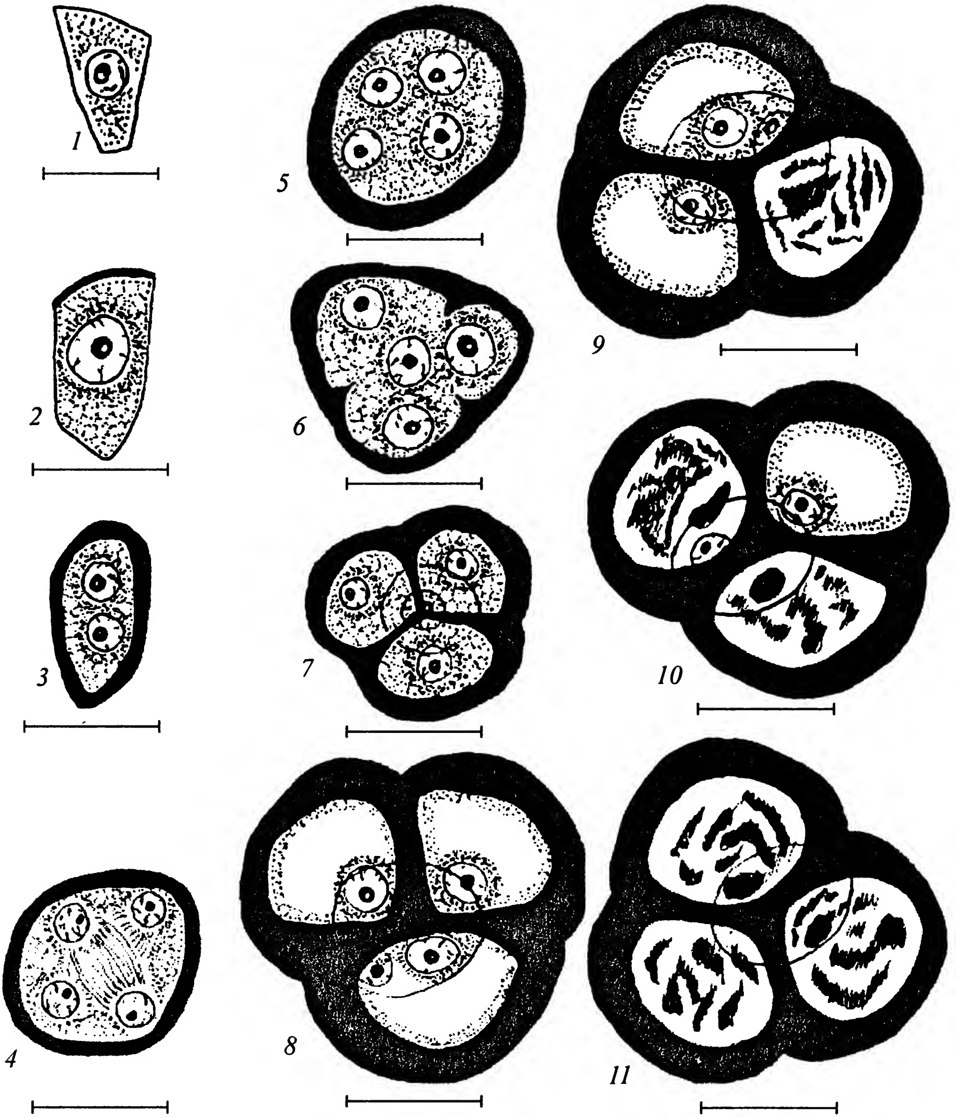


Рис. 5. Микроспорогенез у *Rhododendron schlippenbachii.*

1—7 — последовательные стадии микроспорогенеза по симультанному типу, приводящие к формированию тетраэдральных тетрад микроспор; *8—11* — состояние тетрад микроспор в верхних (длинных) тычинках перед наступлением зимнего покоя. Масштабная линейка — 30 мкм.

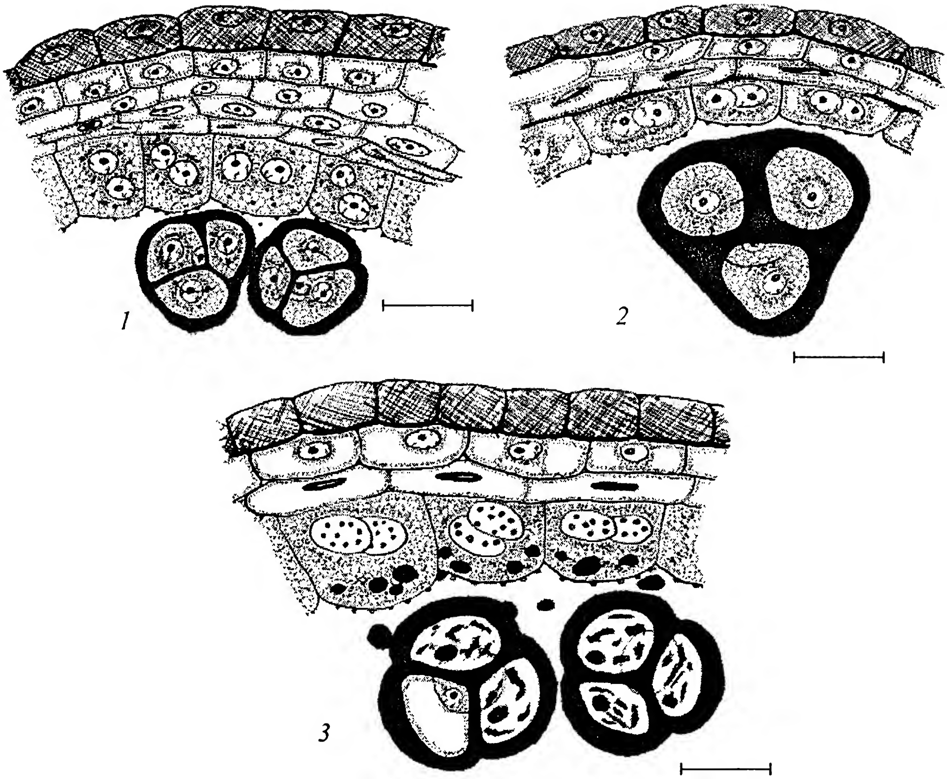


Рис. 6. Стенка микроспорангия у *Rhododendron schlippenbachii* на стадии тетрады микроспор.

1 — тетрады микроспор сразу после образования, в клетках тапетума видны крахмальные зерна, а на внутренней тапетальной мембране — орбикулы; *2* — нормальные тетрады микроспор в средних и нижних (коротких) тычинках перед наступлением зимнего покоя, видна дегенерация средних слоев; *3* — аномальные тетрады микроспор в верхних (длинных) тычинках перед наступлением зимнего покоя, в клетках тапетума и полости микроспорангия видны глобулы, вероятно, липидной природы, а ядра приобретают зернистую структуру. Масштабная линейка — 30 мкм.

го деления — 4-ядерная (рис. 5, *4, 5*). Затем происходит цитокинез и образование тетрады микроспор. Двуядерная клетка уже имеет полную каллозную оболочку. Цитокинез осуществляется бороздованием от периферии к центру будущей тетрады и сопровождается образованием каллозных оболочек вокруг каждой микроспоры (рис. 5, *6*). В тетрадах микроспоры располагаются тетраэдрально (рис. 5, *7*). У *Rhododendron* тетрады не распадаются и сохраняются на всем протяжении функционирования пыльцы. Кроме того, тетрады зрелых пыльцевых зерен соединены клейкими висциновыми нитями.

Нами установлена асинхронность процессов в генезисе пыльников в зависимости от типа тычинок. Верхние тычинки, как правило, раньше вступают в мейоз и раньше заканчивают его. Однако основные различия между тычинками касаются достижения микроспорами одной из критических стадий в морфогенезе пыльника — стадии сильновакуолизированных микроспор. Во всех типах тычинок сначала идут схожие процессы формирования микроспор при переходе их от мейотического к постмейотическому периоду (в исследовании использована периодизация развития пыльника, предложенная О. П. Камелиной, 1981). Микроспоры обычно принимают округлую форму, увеличиваются в размерах, и в них идет активный синтез мелких вакуолей (рис. 5, *7*; 6, *1, 2*). В средних и нижних (коротких) тычинках в таком состоянии микроспоры остаются на всем протяжении зимнего покоя. В верхних (длинных) тычинках микроспоры продолжают развиваться. К окончанию первого периода вегетации они увеличиваются в размерах и в них возрастает толщина каллозной оболочки. Наблюдается агрегация мелких вакуолей в одну крупную центральную вакуоль, при этом ядро в каждой микроспоре смещается к центру тетрады (рис. 5, *8*). Именно на этой стадии развития значительная часть микроспор (1, 2 и даже все 4 в тетраде) подвергаются деструкции, что сопровождается разрушением ядра и содержимого цитоплазмы (рис. 5, *9—11*; 6, *3*). В микроспорах, не подвергшихся процессам деструкции, ядра могут переместиться к периферии тетрады. Однако подобное строение микроспор (перед делением) чаще всего наблюдается весной. В средних тычинках стадия сильновакуолизированных микроспор и сопутствующая ей дегенерация выявляются только с началом второго периода вегетации. Следует отметить, что процессы стерилизации микроспор в них выражены слабее по сравнению с верхними тычинками.

Характеристика слоев стенки микроспорангия. Сформированная стенка микроспорангия у *R. schlippenbachii*, как и у многих представителей подсемейств *Rhododendroideae*, *Ericoideae*, *Vaccinioideae* сем. *Ericaceae* (Якобсон, 1983), образована 5—6 слоями: эпидермой, эндотецием, 2—3 средними слоями и тапетумом (рис. 4, *1*). В ходе развития в слоях стенки происходят следующие структурные изменения.

В эпидерме еще на стадии микроспороцитов перед мейозом начинают утолщаться клеточные оболочки, а в клетках накапливается крахмал (рис. 3, *3*). В дальнейшем становятся более отчетливыми утолщения радиальных и внутренних тангентальных стенок, а содержимое клеток заполняется слизистыми веществами, вероятно полисахаридами. Утолщения клеточных стенок и накопление слизи обнаруживается не только в клетках эпидермы стенки микроспорангия, но и в большинстве клеток вокруг проводящего пучка (рис. 4, *1, 1a*). Такое состояние пыльника сохраняется на всем протяжении первого периода вегетации (рис. 6, *1, 2*), что, вероятно, является адаптацией растений к условиям продолжительной холодной зимы. После перезимовки утолщенными оказываются все стенки клеток, а слизистые вещества постепенно резорбируются (рис. 7, *1, 2*).

Второй (субэпидермальный), традиционно называемый эндотецием, слой у изученных видов рододендрона очень похож по строению на средние слои. Вероятно, его предпочтительнее включать в ткань средних слоев, как предлагают некоторые авторы при отсутствии в стенке пыльника типичного эндотеция (Терехин и др., 1993). Субэпидермальный слой представлен вытянутыми клетками, в которых сначала образуются мелкие вакуоли, а ядро занимает центральное положение (рис. 3, *3*; 4, *1*; 6, *1, 2*). Постепенно вакуоли объединяются, ядро смещается чаще всего к внутренней тангентальной стенке, но фиброзные утолщения не образуются (рис. 7, *1, 2*). Известно, что формирование фиброзных поясков в клетках эндотеция позволяет пыльнику вскрываться продольными щелями в области стомиума, там, где соединяются между собой микроспорангии каждой теки. У видов *Rhododendron* иной способ вскрывания пыльника. К этому моменту в теках происходит разрушение перегородок между смежными микроспорангиями теки, но продольные щели не образуются (рис. 7, *2a*). В апикальной (по положению в тычинке) части каждой теки возникает специфическая структура в виде валика (табл. II, *1—4*). Эта структура образована 2—3 слоями клеток, в которых накапливается крахмал, а их оболочки приобретают утолщения (рис. 7, *3*). Наружные тангентальные стенки клеток самого верхнего слоя оказываются тонкостенными и к моменту вскрывания разрушаются под действием массы пыльцевых зерен, сформировавшихся

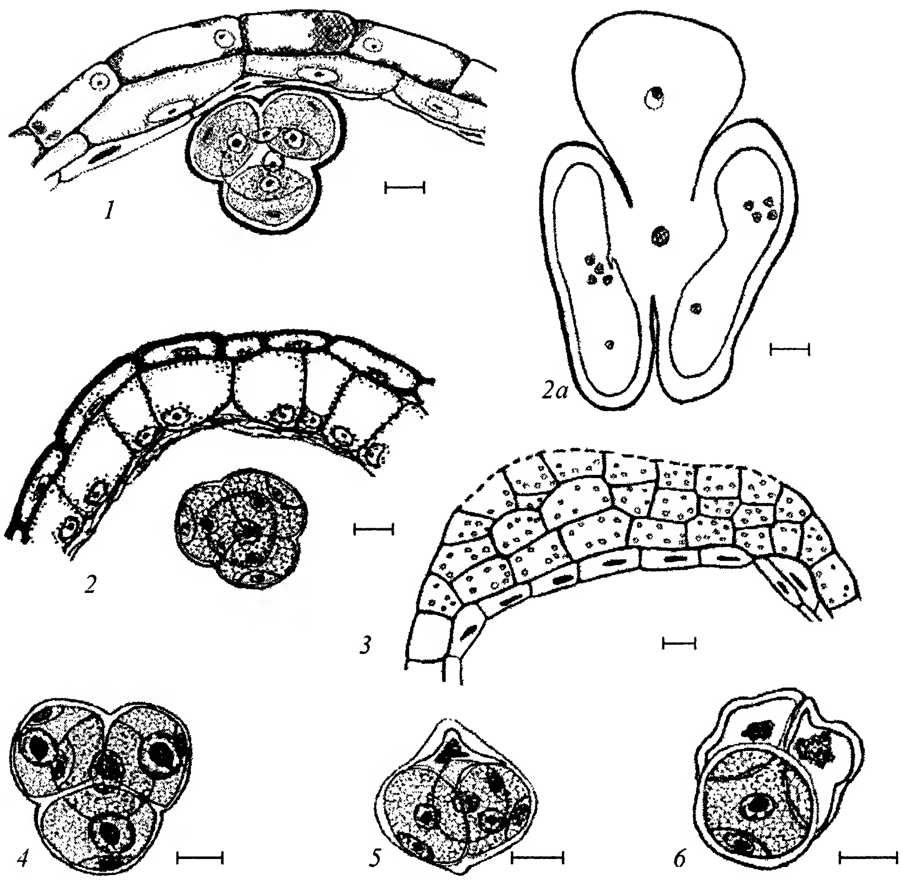


Рис. 7. Созревающий пыльник у *Rhododendron schlippenbachii.*

1 — тетрадная двухклеточная пыльца сразу после образования, вокруг тетрады выявляется тонкий слой каллозы; видны разрушающиеся клетки тапетума; *2* — стенка микроспорангия в пыльнике перед вскрыванием; *2а* — схема вскрывшегося пыльника; *3* — фрагмент стенки микроспорангия в области вскрывания апикальной порой, в клетках крахмальные зерна, а оболочки утолщены; *4* — тетрада зрелых пыльцевых зерен; *5, 6* — тетрады с дегенерирующими пыльцевыми зернами. Масштабные линейки, мкм: *1—6* — 10, *2а* — 200.

в пыльнике. Образуется пора, через которую пыльца высыпается наружу и далее попадает на рыльце (табл. II, *3—7*). У *R. maximum* вокруг поры наблюдается кольцо, образованное крупными толстостенными клетками эпидермы, содержащими крахмал (Hermann, Palser, 2000). У *R. macgregoriae* поры пыльника закрыты тонкой мембраной, которая исчезает перед распусканием цветков (Williams et al., 1991). Наличие пыльника, вскрывающегося апикальными порами, и очень клейкой пыльцы являются характерной чертой рода *Rhododendron* (Hermann, Palser, 2000; Ng, Corlett, 2000). У некоторых видов пыльник созревает до распускания цветка, так что тетрады пыльцевых зерен иногда можно увидеть в бутонах (Klein, Muras, 1994; Escaravage et al., 1997; Ng, Corlett, 2000; Кокшеева, Ломакина, 2003).

Средние слои подобны по строению субэпидермальному слою (рис. 3, *2, 3*; 4, *1*). К стадии формирования тетрад микроспор внутренние средние слои начинают дегенерировать (рис. 6, *1, 2*). В ходе созревания пыльцы средние слои почти разрушаются (рис. 7, *1, 2*).

Как уже было отмечено, первым в микроспорангии дифференцируется тапетум. У *R. luteum* и *R. schlippenbachii* он характеризуется клеточной структурой и пристенным положением в ходе всего развития, т. е. его формирование происходит в рамках клеточного типа без реорганизации (согласно классификации Камелиной, 1981). Клетки тапетума сначала имеют прямоугольную форму (рис. 3, *1—3*), но постепенно становятся таблитчатыми, увеличиваясь при этом в размерах (рис. 4, *1*; 6, *1*). Тапетум гомоморфный и представлен преимущественно одним слоем. В некоторых частях стенки он 2-слойный. Клетки тапетума заполнены плотной цитоплазмой, содержат обычно 2, иногда 4 ядра, при этом ядра могут сливаться. 2—4-, иногда 8-ядерные клетки обнаружены в тапетуме и ряда других видов *Rhododendron*: *R. catawbiense, R. mucronulatum* (Якобсон, 1968, 1974). На внутренней мембране клеток тапетума образуются орбикулы (рис. 4, *1*; 6, *1, 2*). Глобулярные тельца, вероятно орбикулы, были выявлены у *R. maximum* (Hermann, Palser, 2000). После стадии сильновакуолизированных микроспор клетки тапетума начинают дегенерировать и в зрелом пыльнике не обнаруживаются (рис. 7, *1, 2*).

На стадии сильновакуолизированных микроспор в пыльнике верхних, а затем средних тычинок отмечены процессы дегенерации микроспор в тетрадах (табл. III, *1—4*; рис. 5, *9—11*). Изменения в развитии пыльника обнаруживаются и в строении клеток тапетума. В норме в клетках тапетума на этой стадии накапливаются крахмальные зерна, а ядра характеризуются признаками интерфазного состояния. Клетки тапетума при нарушениях оказываются более вытянутыми в полость гнезда, ядра приобретают зернистую структуру, а в клетках и за пределами тапетума выявляются вещества, вероятно липиды (рис. 6, *3*).

В период формирования пыльцы (рис. 7, *1, 2*; табл. III, *5*), состоящей из генеративной и вегетативной клеток, в гнездах пыльника наряду с нормальными (рис. 7, *4*) выявляются аномальные пыльцевые зерна на разных стадиях дегенерации, в том числе и такие, в которых нет ядра и цитоплазмы, а имеется лишь спородерма. Отмечены тетрады с признаками обособления на отдельные пыльцевые зерна (табл. IV, *1—6*; рис. 7, *5, 6*). Исследование показало, что каллоза вокруг тетрад микроспор существует в течение длительного зимнего покоя, но еще и весной после деления ядер микроспор она окружает тетрады возникших пыльцевых зерен (рис. 7, *1*). Постепенно каллоза растворяется. Зрелая пыльца 3-поровая, сохраняется в тетрадах за счет формирования общей экзины и образования висциновых нитей, при этом каждое пыльцевое зерно имеет собственную интину. У *R. macgregoriae* в нормальных пыльцевых зернах генеративная клетка с помощью выростов контактирует с ядром вегетативной клетки, формируя «мужскую оплодотворяющую единицу» (англ. «male germ unit») (Kaul et al., 1987; Shivanna et al., 1988; Taylor et al., 1989).

Сравнительный анализ данных по генезису пыльника у изученных нами видов выявил ряд особенностей в микроспорогенезе и строении стенки микроспорангия у *R. luteum*. Сформированная стенка микроспорангия образована эпидермой, эндотецием, 2 средними слоями и нерегулярно 1—2-слойным тапетумом. Утолщение клеточных оболочек и накопление слизи происходит не только в клетках эпидермы, но и отдельных клетках субэпидермального слоя стенки микроспорангия. Тапетум клеточный, без реорганизации; в его клетках выявляются обычно 2 ядра (рис. 8, *1, 1а*). Нарушения в его строении не выявлены. Стенка зрелого пыльника представлена эпидермой, эндотецием и остатками среднего слоя. Зрелая пыльца 2-клеточная, сохраняется в тетрадах на всем протяжении развития (рис. 8, 4, *4а*). Результаты, полученные по строению тетрад микроспор, совпадают с литературными данными (Кондратович, Якобсон, 1968): они являются тетраэдральными

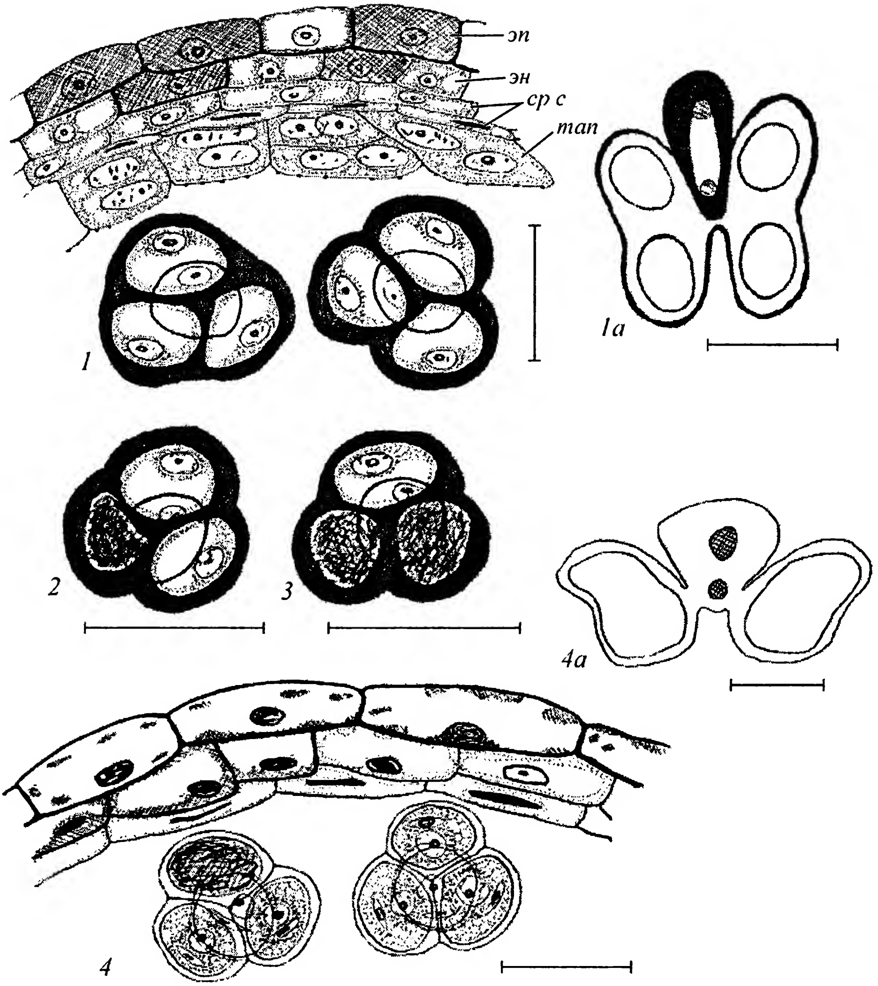


Рис. 8. Постмейотический период развития пыльника у *Rhododendron luteum*.

1 — стенка микроспорангия на стадии тетрад вакуолизированных микроспор; *1а* — поперечный срез пыльника; *2*, *3* — аномальные тетрады с одной и двумя дегенерирующими микроспорами; *4* — стенка зрелого пыльника, видны нормальные и аномальные тетрады 2-клеточных пыльцевых зерен; *4а* — поперечный срез пыльника. Обозначения те же, что на рис. 3 и 4. Масштабные линейки, мкм: *1*—*4* — 30; *1а*, *4а* — 200.

и вокруг каждой микроспоры формируется мощная каллозная оболочка. В конце первого периода вегетации у растений, произрастающих в Латвии, микроспоры в пыльниках характеризуются слабой вакуолизацией цитоплазмы и центральным положением ядра. Однако растения *R. luteum* в условиях интродукции в ботанических садах С.-Петербурга переходят в состояние зимнего покоя на иной стадии развития. В микроспорах усиливаются процессы вакуолизации, приводящие к образованию одной крупной вакуоли, при этом ядра перемещаются сначала к центру тетрады, а затем к ее периферии (вышеуказанными авторами такое состояние микроспор в пыльниках растений, интродуцированных в Латвии, отмечено весной). Вследствие асинхронности в развитии отдельные микроспоры, ядра которых находятся в центре тетрады, подвергаются деструкции (рис. 8, *1*—*3*). Однако в целом процессы вакуолизации и перемещения ядер к периферии тетрады происходят, вероятно, быстрее и в более благоприятные календарные сроки (конец августа—начало сентября).

Из всех аспектов, рассмотренных в статье, мы хотели бы обсудить только два: 1. Типизация особенностей формирования стенки микроспорангия. 2. Причины и возможные последствия стерилизации микроспор и пыльцевых зерен у рододендрона.

Формирование стенки микроспорангия обычно описывается за счет деления клеток париетального слоя. В огромном числе работ по эмбриологии париетальными клетками как при развитии пыльника, так и семязачатка, принято называть клетки, которые образуются при делении археспориальных: наружу — париетальные клетки, а внутрь — спорогенные. При этом париетальные клетки формируют лишь часть стенки микроспорангия (с наружной стороны) или сегмент в апикальной области нуцеллуса над формирующимся мегаспороцитом. Слои стенки микроспорангия возникают либо в центробежном (тапетум возникает первым в стенке микроспорангия — Warming, 1873), либо в центростремительном (тапетум является конечным продуктом делений производных париетального слоя — Carniel, 1961) направлении. Считается, что со стороны связника слои микроспорангия образуются из клеток прилегающей меристемы (например, Steffen, Landmann, 1958; Камелина, 1994). Существует точка зрения (Carniel, 1961; Батыгина, 1974; Bhandari, Khosla, 1982), что и с внутренней стороны дифференцируется париетальный слой, возникающий из меристемы связника, т.е. париетальный слой имеет двойственное происхождение. Подобное компромиссное решение не позволило ответить на вопрос, как возникает подобный единый слой клеток, однако привлекло внимание к проблеме дифференциации слоев стенки микроспорангия, так как оказалось, что уже с ранних стадий вокруг спорогенной ткани формируется кольцо клеток, имеющих сходные структурные характеристики.

В литературе существуют данные, посвященные особенностям генезиса стенки микроспорангия именно у представителей сем. *Ericaceae*. Был выделен особый, Ericaceae-тип формирования стенки микроспорангия: дифференциация париетального слоя происходит в центростремительной последовательности, при этом тапетум возникает из ткани вторичного археспория (Батыгина и др., 1963). Чтобы отразить специфику генезиса тапетума при Ericaceae-типе, авторы предложили оригинальную трактовку ряда понятий: первичный археспорий — ткань, производная меристемы пыльника, а вторичный археспорий — ткань, производная первичного археспория, которая может давать начало только спорогенным клеткам либо спорогенным клеткам и тапетуму. Следует упомянуть, что в большинстве современных работ понятия «первичный археспорий» и «вторичный археспорий» не употребляются. Вместо них используются термины «археспорий» (клетки субэпидермального слоя лопасти пыльника, из которых формируются спорогенная ткань и слои стенки микроспорангия) и «спорогенная ткань» (формируется в результате периклинальных делений археспориальных клеток) (Эмбриология.., 1994). Кроме того, в новую классификацию типов формирования стенки микроспорангия, предложенную позднее (Терехин и др., 1993), было решено не включать Ericaceae-тип в связи с дискуссионностью возможности образования тапетума из клеток вторичного археспория.

Тем не менее представления о первичном и вторичном археспории в пыльнике были использованы, хотя и несколько в ином смысле, и при описании развития его стенки у некоторых видов *Rhododendron*: *R. catawbiense, R. luteum, R. mucronulatum* (Якобсон, 1968, 1969, 1974). На стадии заложения гнезд пыльника Л. Я. Якобсон выявила в субэпидерме 3 особые клетки, которые после периклинальных делений образуют два слоя первичных археспориальных клеток. Внутренние первичные археспориальные клетки в дальнейшем образуют внутреннюю часть париетального слоя и так называемые первичные центральные клетки, а наружные — наружную часть париетального слоя и спорогенные клетки. Из клеток париетального слоя в центростремительной последовательности образуется эндотеций, 3—4 средних слоя и тапетум. Центральные клетки создают второй слой тапетума во внутренней части микроспорангия. К началу мейоза все клетки тапетума независимо от происхождения приобретают сходную морфологию и функции.

Исследование, проведенное у *Calluna vulgaris*, *Kalmia latifolia*, *Enkianthus campanulatus* и *Vaccinium stamineum* (Hermann, Palser, 2000), показало, что в субэпидермальном слое каждого формирующегося микроспорангия выделяются 3—6 клеток, каждая из которых преобразуется в археспориальную и делится периклинально на первичную париетальную и первичную спорогенную клетки. Первичные париетальные клетки также за счет периклинальных делений образуют все слои стенки микроспорангия. Были обнаружены различия между видами и нестабильность в поведении слоев, производных наружного вторичного париетального слоя, вследствие чего было сделано заключение о невозможности типизировать особенности формирования стенки микроспорангия в соответствии с классификацией, предложенной G. Davis (1966). Поскольку во многих работах подробные данные по генезису пыльника отсутствуют, авторы не смогли определить тип формирования стенки микроспорангия и у других ранее изученных представителей сем. *Ericaceae* (Ganapathy, Palser, 1964; Stushnoff, Palser, 1969; Venkateswarlu, Maheshwari Devi, 1973).

Таким образом, существуют различные точки зрения на происхождение слоев внутренней области стенки микроспорангия. Имеющиеся данные по развитию пыльника у представителей сем. *Ericaceae* не однозначны в своей интерпретации. Результаты нашего исследования свидетельствуют о том, что все слои микроспорангия, а также спорогенная ткань возникают на базе клеток (чаще всего они закладываются в числе 3), дифференцирующихся очень рано в субэпидерме каждого формирующегося микроспорангия. Судьба этих клеток, делящихся сначала преимущественно периклинально, различна: центральная субэпидермальная клетка отделяет внутрь инициаль проксимальной части стенки микроспорангия и наружу археспориальную клетку, которая образует затем спорогенную и париетальную клетки (последняя инициирует образование всех слоев с дистальной стороны микроспорангия); латеральные субэпидермальные клетки образуют латеральные части стенки микроспорангия. Эти представления во многом совпадают с трактовкой данных, полученных Якобсон (1968, 1969, 1974). Но в отличие от наших результатов Якобсон считала археспориальными не только наружные клетки, которые образуются при делении инициальных субэпидермальных клеток, но и внутренние, чтобы обосновать париетальное происхождение слоев стенки микроспорангия со стороны связника. Аналогичные данные были получены недавно при изучении пыльника у *Dioscorea nipponica* А. А. Торшиловой и Т. Б. Батыгиной (2005). Эти авторы, как и Якобсон, слои стенки микроспорангия с проксимальной стороны также называют париетальными. Мы считаем, что процессы генезиса слоев стенки гнезда пыльника могут быть поняты исходя из общности в строении и развитии микро- и мегаспорангия цветковых растений. Все составные элементы как микроспорангия, так и мегаспорангия имеют общее происхождение: возникают из клеток субэпидермального слоя зачатка гнезда пыльника или плаценты (Шамров, 1999, 2002, 2006).

В заключение обсуждения сведений по типизации стенки микроспорангия укажем, что у изученных нами видов *Rhododendron* ее слои с дистальной стороны формируются в соответствии с типом двудольных (Davis, 1966), или компликатной вариацией центробежного типа: париетальный слой делится на два слоя, из них внутренний дифференцируется в тапетум, а наружный — за счет делений образует ткань средних слоев (Терехин и др., 1993).

Важным аспектом генезиса пыльника *Rhododendron* является стерилизация микроспор и пыльцы у *R. schlippenbachii*. Вследствие асинхронного развития (андроцей у этого вида из 10 тычинок, расположенных в два круга) в верхних (длинных) тычинках еще осенью значительная часть микроспор, в которых произошло объединение мелких вакуолей в одну крупную центральную вакуоль, подвергается деструкции. Подобная ситуация повторяется весной, но теперь дегенерация микроспор, правда в меньшей степени, обнаруживается в средних тычинках, достигших к этому времени стадии сильновакуолизированных микроспор. Аномалии выявляются и при развитии пыльцы, что снижает ее фертильность. Средние значения фертильности пыльцы *R. schlippenbachii* составляют в разные годы от 61 до 92 %, при этом на искусственной среде прорастает 31—63 % пыльцевых зерен. Чтобы окончательно решить вопрос о качестве пыльцы, следует провести эксперименты по ее проращиванию в каждой группе тычинок.

У *R. luteum* в развитии пыльцы обнаружены лишь единичные аномалии. Процессы микроспорогенеза обычно проходят синхронно во всех тычинках (их 5 и они располагаются в один круг), и перед уходом в зимний покой микроспоры в пыльниках находятся на стадии сильновакуолизированных микроспор. По характеру вакуолизации (одна крупная вакуоль) и положению ядер (на периферии тетрады) их состояние соответствует микроспорам перед делением. Определение фертильности пыльцы у этого вида не проводилось, но на искусственной среде пыльца не прорастала (Бабро и др., 2007).

В большинстве литературных источников по развитию пыльника у рододендрона не указывают на различия в развитии тычинок внутри одного цветка. У многих видов (в том числе у *R. luteum* и *R. schlippenbachii*), интродуцированных в Латвии, микроспорогенез происходит без отклонений. Растения уходят в состояние зимнего покоя, когда в микроспорах образуется система мелких вакуолей. Весной возникает крупная вакуоль и затем происходит деление микроспоры (Кондратович, Якобсон, 1968).

Аномалии в развитии микроспор были обнаружены осенью у большинства сортов *R. catawbiense* и *R. yakushimanum*. В тетрадах процессам деструкции подвергаются от 1 до 4 микроспор. Судя по приведенным иллюстрациям, эти процессы осуществляются на стадии сильновакуолизированной микроспоры (Klein, Muras, 1994). Обсуждаются возможные причины, приводящие к стерилизации микроспор, — изменения температуры воздуха, а также влажности почвы и воздуха (Widrlechner et al., 1983; Klein, Muras, 1994).

Для обозначения периодов в онтогенезе растений, наиболее чувствительных к неблагоприятным условиям окружающей среды (температура, влажность), был введен термин «критические периоды» (Броунов, 1897). По мнению П. Г. Светлова (1960), главным признаком, характеризующим критические периоды, является высокая чувствительность клеток к действию внешних факторов, обусловленная пониженной регулятивной деятельностью (особым состоянием белков цитоплазмы и ядра, при котором они повреждаются, — Трифонова, 1949). Кроме того, в эти периоды совершаются акты детерминации процессов развития. Под действием различных стрессовых факторов (избыток или недостаток влаги, крайне высокая или слишком низкая температура окружающей среды) во время мейоза и цветения происходят функциональные и структурные нарушения, оказывающие сильное влияние на формирование гамет и последующее развитие зародыша и эндосперма (Сказкин, 1971; Saini, Westgate, 2000). Так, у *Cerasus vulgaris* под воздействием водного стресса (особенно в случае водного дефицита) увеличивается частота нарушений в процессе мейоза и снижается фертильность пыльцы (Яндовка, Шамров, 2006). У риса под влиянием низкой температуры в течение длительного периода колошения происходят нарушения в процессе формирования микроспор и наблюдаются изменения в структуре клеток тапетума (Gothandam, Chung, 2006). У пшеницы генотипа Capelle Desprez под влиянием длительной высокой температуры и дефицита влаги в почве во время цветения происходит снижение массы тысячи семян и способности таких семян к прорастанию (Jäger et al., 2006).

Как было показано нами, при нарушении развития микроспор клетки тапетума оказываются более вытянутыми в полость гнезда, ядра приобретают зернистую структуру, а в клетках и за пределами тапетума выявляются вещества, вероятно липиды. Известно, что во время вакуолизации микроспор идет реорганизация всего метаболизма пыльника (Резникова, 1984; Clément et al., 1998; Pacini et al., 2006). Вероятно, при переходе от мейотического периода развития пыльника к постмейотическому периоду стадия сильновакуолизированной микроспоры является наиболее чувствительной, или критической (Batygina, Vasilyeva, 2003). Именно на этой стадии развития микроспоры пшеницы способны в условиях культуры *in vitro* к переключению программы с гаметофитного пути на спорофитный с образованием в дальнейшем растений-регенерантов (Круглова и др., 2005). У *Corydalis bracteata* остановка в развитии и последующая дегенерация микроспор и пыльника в целом происходят после перенесения растения из открытого грунта в условия оранжереи (Ходорова, Мирославов, 2008).

Нарушения, выявленные в развитии микроспор у *R. schlippenbachii* и *R. luteum* еще задолго до наступления устойчивых отрицательных температур, свидетельствуют, возможно, о том, что растения в условиях интродукции находятся в состоянии экологического стресса, т. е. реагируют на резкие изменения погодных условий, в частности температуры и влажности воздуха и почвы. Однако у *R. luteum* аномалии в процессе формирования микроспор единичные, поскольку вакуолизация и перемещения ядер сначала к центру тетрады, а затем к ее периферии происходят, вероятно, быстрее и в более благоприятные календарные сроки (конец августа—начало сентября). У *R. schlippenbachii* в середине сентября ядра в большинстве микроспор находятся на более ранней (в центре тетрады), критической, стадии развития. Поэтому такие микроспоры чаще подвергаются неблагоприятному воздействию изменчивых факторов окружающей среды. Довольно высокие показатели фертильности пыльцы при большом количестве микроспор и пыльцевых зерен аномального строения у *R. schlippenbachii* позволяют предположить, что часть их в процессе развития пыльника полностью дегенерирует или бутоны с большим количеством нарушений не развиваются. Следует отметить, что у некоторых видов рододендрона, интродуцированных на Среднем Урале, также нередки аномалии в строении тычинок: редукция пыльников, укорочение или полное отсутствие тычиночной нити (Бакланова, 2005).

У многих видов *Rhododendron* процессы роста заканчиваются обычно в конце августа—середине сентября (Зорикова, 1980). Как в местах естественного произрастания, так и в условиях интродукции сроки начала и длительность фенофаз могут сдвигаться (Александрова, 1975, 1976, 1989; Зорикова, 1980; Вологдина, 2005).

При продолжительной теплой осени (конец сентября—начало октября) отмечается вторичный рост побегов (Александрова, Зорикова, 1974; Александрова, 1989) и так называемое осеннее цветение как у дальневосточных (Зорикова, 1980; Вологдина, 2005; Фирсов, Холопова, 2007), так и кавказских (Гулисашвили, 1966) видов рододендрона. В этом случае растения ведут себя как субтропические древесные породы, что, по мнению ряда авторов (Гулисашвили, 1966; Вологдина, 2005), объясняется третичным происхождением предков рододендрона, произрастающих тогда в условиях тропического климата. По данным В. Т. Зориковой (1980), такое двухфазное цветение, возможно, связано с тем, что на растении формируются генеративные почки двух типов. Почки осеннего типа раскрываются только при наступлении благоприятных условий, но обычно цветение осенью не происходит из-за наступившего похолодания. Почки весеннего типа требуют для своего развития длительного зимнего покоя, поэтому при срезке веток и помещении их в комнатные условия такие почки не распускаются и постепенно засыхают. На основании имеющихся данных можно предположить, что как в местах естественного произрастания, так и при интродукции заложение и формирование генеративных почек происходит асинхронно. Поэтому генеративные почки на более продвинутой стадии при наличии благоприятных факторов окружающей среды способны продолжать свое развитие и переходить еще осенью к тем фазам морфогенеза, которые достигаются растениями только весной. Как мы уже отмечали, асинхронно могут развиваться не только разные генеративные почки, но тычинки внутри одного цветка, например у *R. schlippenbachii.* Резкие изменения в ритме погодно-климатических факторов при воздействии на генеративные (вероятно, осеннего типа) почки, особенно во время критических стадий, вызывают аномалии, остановку в развитии и, возможно, последующую их гибель.

Так как стерилизация микроспор и пыльцы затрагивает первоначально только верхние (длинные) тычинки, которые выполняют защитную функцию для нижележащих тычинок и плодолистиков во время продолжительных низких температур, наблюдаемый феномен стерилизации микроспор и пыльцы, возможно, свидетельствует о начальных процессах редукции пыльников и сокращении числа тычинок у *R. schlippenbachii.* Так, у ряда видов рододендрона, по-видимому, идет процесс редукции числа тычинок от 10, расположенных в два круга, до 5 в один круг: у *R. adamsii* обычно формируется 5, редко 4(10) тычинок (Александрова, 1975), у *R. vaseyi* развивается 7, реже 5—6 тычинок (Кондратович, 1981), 5—7 тычинок выявляется в цветках у *R. macrosepalum*, 7 у *R. meridionale* и *R. tenuilaminare*, 8—9 у *R. subflumineum*, 8—10 у *R. oldhamii*, 6—10 у *R. subsessille*, 5—6 вместо 10 у *R. tosaense* (Chamberlain, Rae, 1990).

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность Г. М. Анисимовой и С. Г. Сахаровой за помощь и консультации, Г. А. Фирсову, А. В. Холоповой, Т. Э. Потапович и С. В. Шевчуку за предоставленную возможность работать с коллекцией рододендронов, Л. А. Карцевой за съемку материала с помощью сканирующего микроскопа.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы ОБН РАН «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального природопользования».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова М. С. Распространение *Rhododendron schlippenbachii* Maxim. и его интродукция в Москве // Бюл. ГБС. 1972. Вып. 86. С. 7—10.

Александрова М. С. Рододендроны природной флоры СССР. М., 1975. 112 с.

Александрова М. С. Итоги интродукции рододендрона в Москве // Бюл. ГБС. 1984. Вып. 130. С. 11—18.

Александрова М. С. Рододендрон. М., 1989. 72 с.

Александрова М. С., Зорикова В. Т. О некоторых биологических особенностях рододендрона Шлиппенбаха // Бюл. ГБС. 1974. Вып. 91. С. 53—56.

Бабро А. А. Особенности развития андроцея *Rhododendron schlippenbachii* Maxim. (*Ericaceae*) // Матер. II Междунар. школы молодых ученых «Эмбриология, генетика и биотехнология», Уфа, 3—7 декабря 2007 г. Уфа, 2007. С. 18—20.

Бабро А. А., Анисимова Г. М., Шамров И. И. Репродуктивная биология *Rhododendron schlippenbachii* и *R. luteum* (*Ericaceae*) при интродукции в ботанические сады г. Санкт-Петербурга // Раст. ресурсы. 2007. Т. 43. Вып. 4. С. 1—13.

Батыгина Т. Б. Эмбриология пшеницы. Л., 1974. 206 с.

Батыгина Т. Б., Терехин Э.С., Алимова Г. К., Яковлев М. С. Генезис мужских спорангиев *Gramineae* и *Ericaceae* // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 8. С. 1108—1120.

Броунов П. И. Значение сельскохозяйственно-метеорологических наблюдений и краткое руководство для проведения их. СПб., 1897. 137 с.

Герасимов С. Оружие пролетариата // В мире растений. 2004. № 4. С. 10—12.

Жуковский П. М. Ботаника. М., 1964. 493 с.

Зорикова В. Т. Календарь роста и развития рододендронов на юге Приморья // Ритмы сезонного развития растений в Приморье. Владивосток, 1980. С. 76—80.

Камелина О. П. Пыльник // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Winteraceae—Juglandaceae*. Л., 1981. С. 18—21.

Камелина О. П. Тапетум // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994. Т. 1. С. 46—47 .

Кокшеева И. М., Ломакина О. С. Перспективы интродукции рододендронов в условиях муссонного климата // III Междунар. конф. «Растения в муссонном климате». Владивосток, 2003. С. 356—361.

Кондратович Р. Я. Рододендроны в Латвийской ССР. Рига, 1981. 330 с.

Кондратович Р. Я., Якобсон Л. Я. Формирование генеративных органов и семеношение некоторых видов *Rhododendron* L. // Уч. зап. «Вопросы физиологии растений». 1968. Т. 109. С. 5—14.

Круглова Н. Н., Батыгина Т. Б., Горбунова В. Ю. и др. Эмбриологические основы андроклинии пшеницы: атлас. М., 2005. 99 с.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1974. 288 с.

Пачулия К. Г. Особенности строения и развития цветков некоторых видов рододендронов // Тр. Сухум. бот. сада. 1982. Вып. 27. С. 30—45.

Резникова С. А. Цитология и физиология развивающегося пыльника. М., 1984. 272 с.

Светлов П. Г. Теория критических периодов и ее значение для понимания принципов действия среды на онтогенез // Вопросы цитологии. М.; Л., 1960. С. 263—285.

Сказкин Ф. Д. Критический период у растений по отношению к недостатку воды в почве. Л., 1971. 80 с.

Терехин Э. С., Батыгина Т. Б., Шамров И. И. Классификация типов стенки микроспорангия у покрытосеменных. Терминология и концепции // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 6. С. 16—24.

Торшилова А. А., Батыгина Т. Б. Развитие стенки пыльника тычиночного цветка *Dioscorea nipponica* (*Dioscoreaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 8. С. 1208—1215.

Трифонова А. Н. Критические периоды эмбрионального развития // Усп. соврем. биол. 1949. Т. 28. № 1(4). С. 154—168.

Фирсов Г. А., Холопова А. В. Рододендроны Северной столицы // Цветоводство. 2007. № 4. С. 26—29.

Ходорова Н. В., Мирославов Е. А. Постмейотическое развитие пыльника *Corydalis bracteata* (*Fumariaceae*) в открытом и закрытом грунте // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 11. С. 00—00.

Шамров И. И. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификации структур // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 10. С. 3—35.

Шамров И. И. Нуцеллус семязачатка: происхождение, дифференциация, структура и функции // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 10. С. 1—30.

Шамров И. И. Морфологическая природа семязачатка и эволюционные тенденции его развития у цветковых растений // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 11. С. 1601—1636.

Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994. Т. 1. 508 с.

Якобсон Л. Я. Развитие пыльников у рододендронов // Изв. АН Латв. ССР. Биология. 1968. № 12. С. 101—109.

Якобсон Л. Я. Цитоэмбриологические исследования некоторых видов рододендрона (*Rhododendron* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Рига, 1969. 16 с.

Якобсон Л. Я. Развитие тапетума пыльника и особенности микроспорогенеза у рододендронов // Интродукция растений в ботанических садах Прибалтики. Рига, 1974. С. 56—63.

Якобсон Л. Я. Семейство *Ericaceae*. Подсемейства *Rhododendroideae*, *Ericoideae*, *Vaccinioideae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Phytolaccaceae—Thymelaeaceae*. Л., 1983. С. 202—206.

Яндовка Л. Ф., Шамров И. И. Фертильность пыльцы *Cerasus vulgaris* и *Cerasus tomentosa* (*Rosaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 2. С. 208—220.

Batygina T. B., Vasilyeva V. E. Periodization in the development of flowering plant reproductive structures: critical periods // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 2003. Vol. 45. N 1. P. 27—36.

Bhandari N. N., Khosla R. Development and histochemistry of anther in *Triticale* cv. Tri-1. I. Some new aspects in early ontogeny // Phytomorphology. 1982. Vol. 32. N 1. P. 18—27.

Carniel K. Das Antherentapetum von *Zea mays* // Österr. Bot. Zeitschr. 1961. Bd 108. H. 1. S. 89—96.

Chamberlain D. F., Rae S. J. A revision of *Rhododendron*. IV. Subgenus *Tsutsusi* // Edinburgh J. Bot. 1990. Vol. 47. N 2. P. 89—200.

Clément C., Laporte P., Audran J. C. The loculus content and tapetum during pollen development in *Lilium* // Sex. Pl. Reprod. 1998. Vol. 11. P. 94—106.

Cox P. A., Cox K. N. E. The encyclopedia of *Rhododendron* species. Glendoick Publishing, 1997.

Danet F. Trois nouvelles espéces et un nouvel hybride naturel de *Rhododendron* (*Ericaceae*) de Nouvelle-Guinée // Adansonia. 2005. Ser. 5. Vol. 27. N 2. P.267—280.

Davis G. L. Systematic embryology of angiosperms. New York etc., 1966. 528 p.

Escaravage N., Flubacker E., Pornon A. et al. Stamen dimorphism in *Rhododendron ferrugineum* (*Ericaceae*): development and function // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88. N 1. P. 68—75.

Escaravage N., Pornon A., Doche B., Till-Bottraud I. Breeding system in an alpine species: *Rhododendron ferrugineum* L. (*Ericaceae*) in the French northern Alps // Can. J. Bot. 1997. Vol. 75. N 5. P. 736—743.

Ganapathy P. S., Palser B. F. Studies of floral morphology in *Ericales*. VII. Embryology in the *Phyllodoceae* // Bot. Gaz. 1964. Vol.125. P. 280—297.

Hermann P. M., Palser B. F. Stamen development in the *Ericaceae*. I. Anther wall, microsporogenesis, inversion, and appendages // Amer. J. Bot. 2000. Vol. 87. N 7. P. 934—957.

Gothandam K. M., Chung Y.-Y. Influence of temperature in rice anther development // Book of Abstr. XIX Int. Congr. on sex. pl. reprod. Hungary, Budapest, 2006. P. 90.

Jäger K., Fábián A., Barnabás B. Effect of heat stress and water deficit on embryo development in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Book of Abstr. XIX Int. Congr. on sex. pl. reprod. Hungary, Budapest, 2006. P. 74—75.

Kaul V., Theunis C. H., Palser B. F. et al. Association of the generative cell and vegetative nucleus in pollen tubes of *Rhododendron* // Ann. Bot. 1987. Vol. 59. N 2. P. 227—235.

Klein M., Muras P. Viability of pollen and pollen tetrads in *Rhododendron* (*Ericaceae*) cultivars // Polish Bot. Studies. 1994. N 8. P. 31—39.

Macqueen Cowan J., Davidian H. H. A review of rhododendrons in their series. II. The *Boothii, Glaucum, Lepidotum* alliance // The Rhododendron year book. 1948. N 3. P. 51—111.

Ng S., Corlett R. T. Comparative reproductive biology of the six species of *Rhododendron* (*Ericaceae*) in Hong Kong, South China // Can. J. Bot. 2000. Vol. 78. N 2. P. 221—229.

Pacini E., Guarnieri M., Nepi M. Pollen carbohydrates and water content during development, presentation, and dispersal: a short review // Protoplasma. 2006. Vol. 228. P. 73—77.

Saini H. S., Westgate M. E. Reproductive development in grain crops during drought // Advances in Agronomy. 2000. Vol. 68. P. 59—96.

Shivanna K. R., Xu H., Taylor P., Knox R. B. Isolation of sperms from the pollen tubes of flowering plants during fertilization // Pl. Physiol. 1988. N 87. P. 647—650.

Steffen K., Landmann W. Entwicklungsgeschichliche und cytologische Untersuchugen am Balkentapetum von *Gentiana cruciata* L. und *Impatiens glandulifera* Royle // Planta. 1958. Bd 50. H. 4. S. 423—460.

Stushnoff C., Palser B. F. Embryology of five *Vaccinium* taxa including diploid, tetraploid and hexaploid species or cultivars // Phytomorphology. 1969. Vol. 19. P. 312—331.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

Taylor P., Kenrick J., Li Y. et al. The male germ unit of *Rhododendron*: quantitative cytology, three-dimensional reconstruction, isolation and detection using fluorescent probes // Sex. Pl. Reprod. 1989. Vol. 2. N 4. P. 254—264.

Venkateswarlu J., Maheshwari Devi H. An embryological approach to the taxonomic status of *Vacciniaceae* // Proc. Indian Acad. Sci. 1973. Vol. 78. P. 282—291.

Warming E. Untersuchungen über pollenbildende Phyllome und Kaulome // Bot. Abh.Gebiet. Morphologie und Physiologie. 1873. Bd 2. H. 2. S. 1—90.

Widrlechner M. P., Pellett H. M., Ascher P. D. The timing of microsporogenesis on Deciduous Azalea // J. Amer. Rhododendron Society. 1983. Vol. 37. P. 91—94.

Williams E. G., Rouse J. L., Kaul V., Knox R. B. Reproductive timetable for the tropical *Vireya rhododendron*, *R. macgregoriae* // Sex. Pl. Reprod. 1991. Vol. 4. N 3. P. 155—165.

SUMMARY

The research on androecium and anther morphogenesis was carried out in *Rhododendron luteum* and *R. schlippenbachii* which differ in a complex of biological features. The androecium of *R. luteum* consists of 5 morphologically similar stamens in one whorl, while that of *R. schlippenbachii* consists of 10 stamens in 2 whorls, the filaments being unequal in length (upper, middle and lower stamens). Anther inversion by congenital fusion of the connective and filaments occurs on the earliest developmental stages. There are some abnormalities in stamen morphogenesis such as change of pore location from apical to basal or lateral caused by incomplete anther inversion.

The anthers in the studied species are tetrasporangiate. All the microsporangium wall layers and sporogenous tissue have originated from 3 cells differentiated in subepidermal layer of every microsporangium on the earliest stage. The future of these cells differs. The central subepidermal cell divides to form the initial of proximal region of microsporangium wall (inside) and the archesporial cell (outside). The archesporial cell gives start to sporogenous and parietal cells; the latter initiated all the layers in distal region. Lateral subepidermal cells form lateral regions of microsporangium wall. Distal region of microsporangium wall arises according to dicotyledonous type, or complicate variation of centrifugal type. The formed microsporangium wall includes epidermis, endothecium, 2—3 middle layers and cellular tapetum without reorganization. Tetrahedral microspore tetrads form by simultaneous type. Mature pollen grains are 2-celled, in tetrads, which are connected by sticky viscin threads. We observed the phenomen of microspore and pollen sterilization in *R. schlippenbachii* accompanying by structural and functional disturbances in tapetum genesis. The questions of microsporangium wall type and occurrence of the critical stage when unfavourable influence cause abnormalities in anther development are discussed.

УДК 581.522 : 582.711 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 8

© Т. В. Елисафенко

ОНТОГЕНЕЗ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *COLURIA GEOIDES* (*ROSACEAE*) В ЦЕНТРАЛЬНОМ АЛТАЕ

T. V. ELISAFENKO. ONTOGENESIS AND POPULATION STRUCTURE OF *COLURIA GEOIDES* (*ROSACEAE*) IN THE CENTRAL ALTAI

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск-90, ул. Золотодолинская, 101
Тел. (383) 334-45-67
Факс (383) 330-19-86
E-mail: tveli@csbg.nsc.ru

Поступила 22.02.2007
Окончательный вариант получен 20.02.2008

Исследованы морфологические особенности *Coluria geoides* в природных ценопопуляциях. Выделены критерии для определения возрастного состояния. В течение большого жизненного цикла особь проходит следующие морфогенетические этапы: первичный побег, куст, партикула. Выявлены пустосемянность (у 30 % семян сформирована только семенная кожура), низкий процент семинификации (34 %), низкая грунтовая всхожесть (3 %) и значительная всхожесть в лабораторных условиях (50—60 %). Необходимы детальные исследования по вегетативному размножению *Coluria geoides* для сохранения вида в условиях культуры.

Ключевые слова: *Coluria geoides*, онтогенез, семенная продуктивность, интродукция.

Сохранение биоразнообразия растительного покрова — одна из насущных проблем современности. Около 10 % видов растений находятся под угрозой исчезновения. Изучение биологии редких и исчезающих видов, разработка научно обоснованных мероприятий по их охране, интродукции и реинтродукции — основные направления в решении этой проблемы.

Coluria geoides (Pall.) Ledeb. (колюрия гравилатовидная) — представитель неморальной флоры Сибири, включен в список редких и исчезающих видов растений Сибири (Редкие.., 1980) и рекомендован для местной охраны. Местной охране подлежат виды растений, обычные или благополучные на основном ареале, но катастрофически сокращающие численность популяций или весьма редкие в пределах отдельного административного подразделения. *C. geoides* включен в региональную «Красную книгу Республики Алтай» (1996) со статусом 3. Этот статус имеют редкие виды, которые известны из немногих местонахождений (5—10), при этом численность особей в этих точках невелика.

Вид представляет, кроме научного, и практический интерес как ценный эфиронос. В корнях растений содержится 1.6 % эфирных масел, 94—96 % из которых составляет эвгенол. Корневище может использоваться как заменитель импортной гвоздики в качестве пряности и для ароматизации табака. Эвгинол включен в фармакологию, используется в стоматологии и кулинарии (Растительные.., 1987).

Цель исследования — оценка популяций *C. geoides* в естественных сообществах и оценка первичной интродукции в условиях Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО РАН (г. Новосибирск). Для ее выполнения было необходимо определить возрастную структуру ценопопуляции, описать онтогенез вида, оценить его репродуктивную способность (семенная продуктивность, морфология и биология прорастания семян), дать первичную оценку интродукции.

Материал и методика

Исследование проводили в 2001—2002 гг. в Онгудайском р-не Республики Алтай и в условиях культуры на территории экспозиции Центрального сибирского ботанического сада. Изучению структуры ценопопуляции предшествовало детальное геоботаническое описание фитоценоза, сделанное сотрудниками лаборатории геоботаники ЦСБС СО РАН Т. В. Мальцевой и Н. И. Макуниной. При ценопопуляционном исследовании использован сравнительно-морфологический метод А. А. Уранова (Заугольнова и др., 1988). При описании структуры ценопопуляций растений сбор материала проводили в пределах одного сообщества на 20 изолированных площадках размером 25 × 25 см. Площадки закладывали случайно-регулярным способом. На каждой площадке подсчитывали число особей и определяли их возрастное состояние и жизненность (мощность вегетативной и генеративной сферы, семенную продуктивность). Семенную продуктивность определяли по методике И. В. Вайнагий (1974). Описание каждого возрастного состояния проводили по 10—20 экземплярам растений. Морфологию семян изучали после предварительного замачивания на 24 ч при комнатной температуре. Всхожесть в лабораторных условиях определяли через 8 мес после сбора семян при температуре 26 и 18 °С. Семена проращивали в чашках Петри на кварцевом песке в климатической камере в четырехкратной повторности по 100 семян. Для обработки полученных результатов использовали метод вариационной статистики. Определяли M — среднюю арифметическую, ±m — ошибку средней, V — коэффициент вариации, t_{05} —

критерий Стьюдента при 95%-м уровне вероятности (5%-м уровне значимости), коэффициент корреляции (Лакин, 1973).

Род *Coluria* включает в себя 5 видов. В России произрастает только один — *C. geoides*. В родстве видов рода *Coluria* Р. В. Камелин (1998) находит совершенно уникальный пример родственных связей непосредственно с центрально- и юго-западнокитайскими субтропическими видами, которые растут в горах, причем в таких, где никогда не было и нет степей. Г. А. Пешкова (2001) относит *C. geoides* к гемиэндемичным видам, чей ареал ограничен Южной Сибирью, прилегающей территорией Северной Монголии и казахстанской частью Алтая. В настоящее время *C. geoides* наиболее часто связывают с лугостепными (овсецовыми, разнотравно-тырсово-осоково-злаковыми) сообществами, реже с настоящими (богаторазнотравно-тырсовыми) степями. На Алтае вид распространен весьма широко — от западных низкогорий, фактически холмообразных предгорных образований в бассейнах рек Алей и Чарыш (на высотах до 500—600 м над ур. м.) до высокогорных степных и лугостепных поясов Юго-восточного Алтая, где он встречается до высоты 2800 м над ур. м. Относительно редок вид лишь в трех районах Алтая, где ныне господствуют таежные леса, но и здесь он произрастает по специфическим местообитаниям с близким залеганием коренных пород. Являясь восточноказахстанско-алтае-тувино-северохангайским видом (Камелин, 1998), *C. geoides* широко распространен в большинстве районов Тувы, кроме таежного пояса и высокогорий северо-восточной Тувы, в Хакасии встречается в нескольких пунктах.

Р. В. Камелин (1998) определяет *C. geoides* как высокотолерантный вид, видимо лесного генезиса. Таким образом, мы имеем предпосылки для успешной интродукции этого вида в условиях лесостепной зоны на территории Центрального сибирского ботанического сада.

Coluria geoides — небольшое растение (10—25 см выс.) с корневищем эпигеогенного происхождения. Для него характерны два типа побегов: вегетативные и генеративные. Скелетные вегетативные розеточные побеги моноподиального нарастания несут листья, расположенные по тесной спирали. На розеточных побегах в течение года развертываются не менее 15 листьев (Полынцева, Утемова, 1988). Розеточные листья лировидные короткочерешковые, прерывисто-перистые, снизу довольно густо и мягко опушенные, сверху опушение слабее, с примесью рассеянных длинных прямых волосков. Генеративные пазушные побеги немногочисленны, восходящие, с метаморфизованными сидячими листьями (длина около 1 см). Соцветие (кисть) включает от 1 до 4 ярко-желтых цветков, с 5—7 лепестками, многочисленными тычинками и пестиками. Плод — многоорешек, как у многих представителей сем. *Rosaceae*. *C. geoides* — короткокорневищное растение. Распростертое слабоветвящееся многолетнее корневище располагается горизонтально на глубине до 2 см. От корневища отходят многочисленные придаточные шнуровидные корни. Цветет в мае—июне.

Результаты и обсуждение

Полевые исследования проводили в двух ценопопуляциях в луговой степи. Первая ценопопуляция находилась в районе устья р. Чуя, в окрестностях с. Иня, сообщество использовалось под выпас скота. Высота над ур. м. — 1030 м, склон — 20°, травяное покрытие менее 70 %, моховое — 70 %, высота верхнего яруса составила 30 см, нижнего — 10 см. Доминантами явились *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *Caragana pygmaea* (L.) DC., содоминантом — *Stipa capillata* L. Проективное покрытие *Coluria geoides* составляло 4 %. Поскольку популяция находилась в угнетенном состоянии, возрастное состояние особей определить было невозможно. Генеративные особи составили 29 %, вегетативные — 71 %. Генеративные растения были в фазе диссеминации. Вторая популяция находилась в окрестностях с. Яр Балык на юго-восточном склоне террасы р. Айгулак, на 100 м выше, чем первая популяция, склон — 3°, общее проективное покрытие составило 95 %. Высота верхнего яруса — 30 см, нижний ярус не выделялся. Доминантами явились *Artemisia santolinifolia* Turcz. ex Bess. и *Carex pediformis* C. A. Mey, содоминантами — *Fragaria viridis* (Duch.) Weston и *Coluria geoides* (проективное покрытие — 10 %). Во второй ценопопуляции растения были значительно крупнее. Особи *C. geoides* генеративного возрастного состояния были в 2 раза выше, самый крупный лист при одинаковой его ширине был в 2 раза длиннее. Плотность растений в первой популяции составила 27 ± 5 особей на 1 $м^2$, во второй популяции — 415 ± 30 особей на 1 $м^2$ (V = 40—47 %), из них 21 % генеративных растений, которые были в двух фенологических фазах — плодоношения и диссеминации. Вторая ценопопуляция находилась в условиях большей инсоляции и увлажнения и исследуемый вид являлся содоминантом. Вероятно, данная популяция произрастала в пределах экологического оптимума и была принята модельной для определения периодов онтогенеза и описания возрастных состояний растений.

В большом жизненном цикле мы выделили четыре периода (латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный) и семь возрастных состояний: покоящиеся семена, проростки, ювенильные, имматурные, виргинильные растения, генеративные растения, субсенильные растения (рис. 1). Использовали ко-

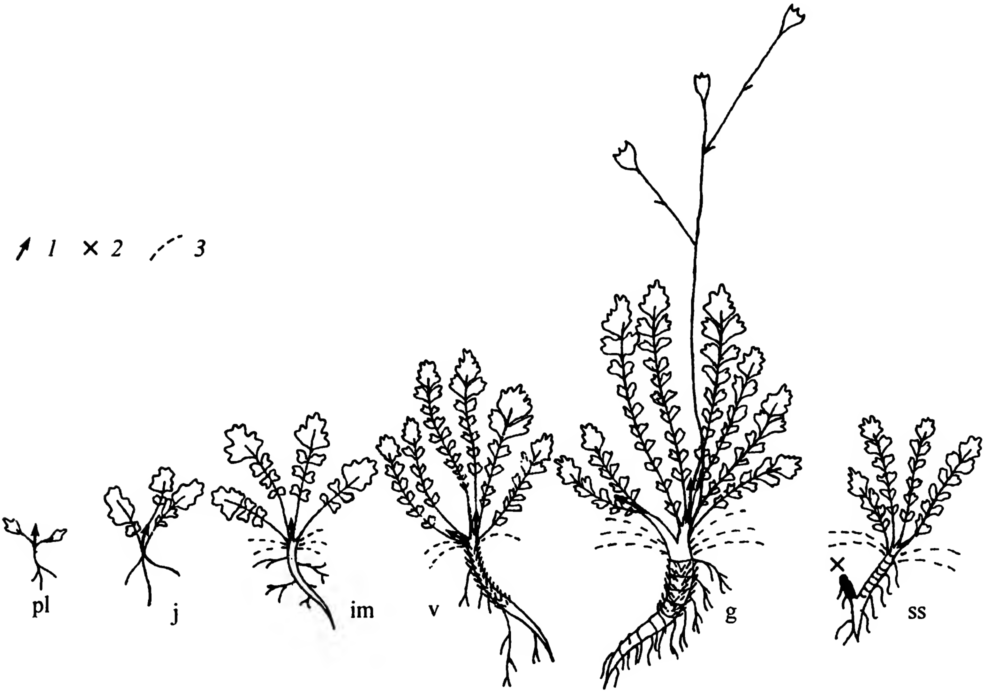


Рис. 1. Схема онтогенеза *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb.

pl — проросток, j — ювенильное растение, im — имматурное растение, v — виргинильное растение, g — генеративное растение, ss — субсенильное растение. *1* — конус нарастания, *2* — отмерший конус нарастания, *3* — отмерший лист.

личественные и качественные критерии для определения возрастного состояния. Основные количественные критерии — высота особи, число побегов и листьев, размер листа. Среди качественных признаков мы рассматривали усложненность листа и состояние корневища. Возраст растения определяли по листовым следам на корневище.

Латентный период. Плод *Coluria geoides* — многоорешек, каждый орешек имеет сосочки на поверхности (Артюшенко, Федоров, 1986). Семена коричневого цвета, мелкие (около 3 мм дл., 1.4 мм шир.), трехгранные, с бугристой поверхностью, семенной шов килевидный. Масса 1000 семян — 0.798 г. Для вида характерна пустосемянность, у 30 % семян, собранных в природной популяции, сформирована только кожура. У остальных семян эндосперм отсутствует, зародыш крупный, лопатовидный, хорошо дифференцированный, белый. Длина зародыша 1.8 мм, это около 60 % от длины семени. Овальные семядоли составляют 86 % от длины зародыша. Длина семядолей в 1.5 раза превышает их ширину и в 6 раз превышает длину зародышевого корешка. Таким образом, зародыш полностью сформирован, есть предпосылки неглубокого покоя семян и, следовательно, возможность семенного размножения в условиях культуры. Семена действительно имеют неглубокий тип покоя. В лабораторных условиях при температуре 26 °С семена прорастали на 7-й день, при 18 °С — на 45-й день, период прорастания в обоих случаях составил 20—25 дней (рис. 2). Всхожесть семян в лабораторных условиях средняя — 50—60 %, грунтовая всхожесть при посеве в грунт в начале июля через 14 дней после сбора семян составила 3 %.

Прегенеративный период. Проростки — однопобеговые растения, несущие один лист с 1 крупным сегментом. Лист более упрощенной организации по сравнению с листьями ювенильного типа. Высота растения 1—2 см. Возраст особей до 1 года.

Ювенильные растения — однопобеговые ~~розеточные~~ особи с 2—3 листами. Лист с 3—5 крупными сегментами. Корень длинный и тонкий. Высота растения 4.5 ± 0.4 см (от 2 до 8 см). Возраст особей 2 года.

Особи имматурного возрастного состояния имели один, редко два розеточных побега. Побеги с 3—5 листьями, длина наибольшего листа превышала ширину в

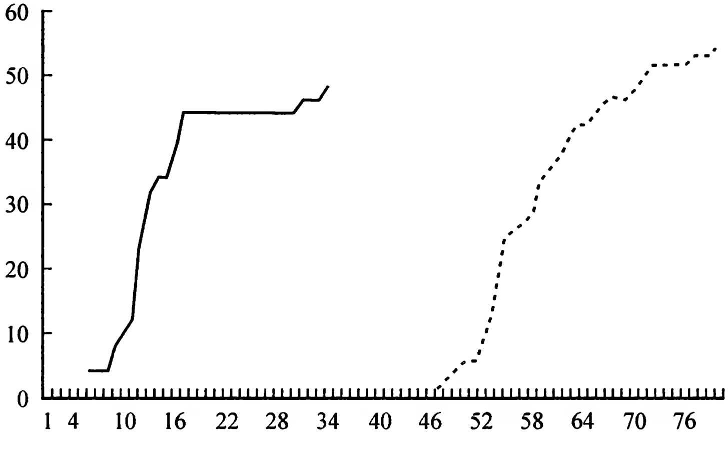


Рис. 2. Динамика прорастания семян *Coluria geoides* в лабораторных условиях.

Сплошная линия — при температуре 26 °С, пунктирная — при температуре 18 °С. По оси ординат — доля проросших семян, %; по оси абсцисс — сутки от начала опыта.

4.5 раза. На листе — 5—7 крупных сегментов и 3 сегмента небольшого размера. Высота особи составила 6.9 ± 0.3 см (от 4 до 9 см). Формируется эпигеогенное тонкое корневище. Уже в этом возрастном состоянии наблюдается начальная стадия отмирания центральной части корневища. Особи представляют собой моноподиально нарастающий первичный побег или слаборазветвленный куст. Возраст особей 3 года.

Виргинильные растения имели 1—2 розеточных побега. Побег с 4—5 листьями с 9—13 крупными сегментами. Высота особи составила 10.4 ± 0.4 см (от 8 до 13 см). Надземная часть растений виргинильного возрастного состояния увеличивается на 50 % относительно растений имматурного возрастного состояния. Увеличиваются число и размер листьев. Корневище утолщенное, значительно светлее, чем у растений постгенеративного возрастного состояния. Большинство особей — слаборазветвленный куст, но может наблюдаться и куртина, образованная парциальными побегами, связанными друг с другом. Возраст особей 4 года.

Генеративный период. В этом периоде растения представлены куртиной, системой парциальных побегов. Выделить возрастные состояния внутри периода затруднительно. Количественные признаки достаточно стабильны. Среди качественных признаков отмечена вариабельность только в состоянии корневища, но из-за партикуляции сложно отличить молодое и старое генеративное растение. Мы посчитали целесообразным не выделять возрастные состояния в этом периоде. Генеративные растения — особи с 1—2 вегетативными розеточными побегами и удлиненными генеративными побегами. Высота растений с генеративными побегами составила 25 ± 1 см. Высота вегетативных побегов почти в 2 раза меньше — 11 ± 0.6 см. Розеточный побег в середине июня имеет 6—7 листьев (см. таблицу),

Морфобиологические показатели растений генеративного возрастного состояния *Coluria geoides* (Онгудайский р-н, долина р. Айгунак, луговая степь, 15.06.01)

Признак		M	m	V, %	Наименьшее значение	Наибольшее значение
Высота растения, см		24.61	1.04	17.88	18.50	31.00
Высота вегетативной части растения, см		11.13	0.61	24.39	6.00	16.00
Число листьев на 1 побег		5.55	0.38	30.64	3.00	10.00
Наибольший лист	длина, см	12.25	0.49	18.06	7.50	16.00
	ширина, см	2.32	0.10	19.31	1.60	3.20
	отношение длины листа к ширине листа	5.36	0.22	18.09	4.33	7.75
Число	цветоносов, шт.	1.35	0.13	43.49	1.00	3.00
	плодов, шт.	1.88	0.22	49.27	1.00	4.00
Длина генеративного побега, см		11.44	0.70	26.62	4.00	14.50
Терминальный плод	длина, см	1.22	0.02	7.71	1.00	1.40
	максимальный диаметр, см	0.54	0.01	11.01	0.40	0.60
	число семян, шт.	4.81	0.98	93.36	0.00	13.00
	число семязачатков	15.05	0.79	23.91	4.00	20.00
	доля семинификации, %	33.68	6.46	87.93	0.00	86.67
Латеральный верхний плод	длина, см	1.01	0.04	16.08	0.50	1.20
	максимальный диаметр, см	0.48	0.02	14.38	0.4	0.6
	число семян, шт.	3.67	1.06	111.82	0.00	11.00
	число семязачатков, шт.	13.93	0.55	15.22	11.00	18.00
	доля семинификации, %	27.47	8.00	112.73	0.00	81.82

Признак		M	m	V, %	Наименьшее значение	Наибольшее значение
Латеральный нижний плод	длина, см	0.96	0.04	9.32	0.80	1.00
	максимальный диаметр, см	0.44	0.02	12.44	0.40	0.50
	число семян, шт.	4.40	2.12	110.88	1.00	13.00
	число семязачатков, шт.	13.60	1.12	18.46	10.00	16.00
	доля семинификации, %	30.75	14.20	103.32	10.00	86.67
Семенная продуктивность на генеративный побег	число семян, шт.	8.48	1.73	93.39	0.00	33.00
	число семязачатков, шт.	28.24	2.49	40.34	11.00	50.00
	доля семинификации, %	34.17	6.03	80.83	0.00	86.67

а за вегетационный сезон число листьев, по литературным данным, увеличивается в 2—3 раза (Полынцева, Утемова, 1988). На листе выделялись 15—17 крупных сегментов. Особи имели 1—3 генеративных побега, 70 % — 1 побег. Соцветие — кисть выходит из пазух листьев прошлого года. Половина генеративных побегов имеет соцветие с 2 цветками, ¼ — с одним и ¼ — с тремя. Все цветки образуют плоды. На соцветии выделены терминальный цветок (плод) и латеральные цветки (плоды), верхний и нижний. Соцветие базипетальное, первым раскрывается терминальный цветок, вторым латеральный верхний и последним — латеральный нижний. В таком же порядке происходит созревание плодов. Таким образом, растениям свойственны продолжительное плодоношение и диссеминации. Соцветие брактеозное, т. е. метаморфизованные сидячие листья являются прицветниками. На соцветие выделены эпиподий (расстояние от прицветника до цветка или плода) и гиноподий (расстояние от прицветника до прикрепления цветоножки) для терминальных и латеральных плодов. Длина эпиподия составила 2—2.5 см и не имеет достоверных различий у терминального и латерального плодов. Длина гиноподия варьирует, уменьшаясь от терминального до нижнего латерального плода (от 9 до 4 см). Отношение длины плода к его диаметру остается относительно стабильным и не зависит от положения плода. Терминальный плод имел наибольшие размеры, нижний латеральный плод — наименьшие. Несмотря на это, число семязачатков, число семян и процент семинификации не имели достоверных различий между терминальными и латеральными плодами и составили соответственно 13.6—15.1 шт.; 4.4—4.8 шт.; 27.5—33.7 %. Наиболее стабильный показатель среди последних упомянутых — число семязачатков (коэффициент вариации 18—23 %), наименее стабильный — число семян и процент семинификации (коэффициент вариации 90—110 %). Процент семинификации низкий — 27.47—33.68 %. Реальная семенная продуктивность на генеративный побег составила 8.48 семян. Особи имели 1—3 генеративных побега (в среднем 1.35 генеративных побега на особь). Реальная семенная продуктивность на особь составила 11.45 семян. Учитывая факт, что у 30 % семян отсутствует зародыш, число полноценных семян на особь составило 8 шт.

В условиях Хакасии, как отмечают Н. А. Полынцева и Л. Д. Утемова (1988), несмотря на раннее цветение (май), диссеминация продолжается до середины сентября, и только в начале августа засыхают генеративные побеги. Нами в Республике Алтай и Алтайском крае отмечалось полное засыхание генеративных побегов к началу июля, это же время является концом фазы диссеминации. В генеративном периоде наблюдается партикуляция. Возраст особей 5—6 лет.

Постгенеративный период. Субсенильные растения — невысокие (6.9 ± ± 0.5 см выс.) моноподиально нарастающие партикулы с 1—2 розеточными побегами, мелкими листьями. Корневище толстое, темно-коричневое, преобладают процессы отмирания. Надземная часть растений субсенильного возрастного состояния уменьшается на 50 % относительно растений генеративного возрастного состояния. Годичный прирост побега с небольшим числом листеьв (1—6). Возраст особей до 10 лет.

Выявляется тенденция увеличения ряда показателей от проростка к генеративному возрастному состоянию и уменьшению в субсенильном возрастном состоянии (рис. 3). Высота растения и длина наибольшего листа имеют корреляцию от значительных в ювенильном возрастном состоянии (0.74) до очень сильной во всех других возрастных состояниях (больше 0.9), т. е. эти признаки являются альтернативными. Другая динамика корреляции наблюдается между длиной и шириной листа. У ювенильных и субсинильных растений корреляция между этими признаками сильная (0.83 и 0.87 соответственно), в имматурном и виргинильном возрастном состоянии умеренная (0.47), у генеративных растений значительная (0.54). Таким образом, среди количественных признаков для определения возрастного состояния *C. geoides* наиболее значимыми можно считать высоту растения, длину наибольшего листа, отношение длины и ширины наибольшего листа и число листьев. Среди качественных признаков маркерами возрастного состояния могут служить степень усложненности листа (число крупных сегментов на листе), цвет и степень разрушения корневища. Каждое возрастное состояние прегенеративного периода длится 1 год, большой жизненный цикл — 10 лет, в течение которого особь проходит этапы морфогенеза: первичный побег, слаборазветвленный куст, куртина и моноподиально нарастающий парциальный побег.

Возрастной спектр ценопопуляции позволяет определить уровень состояния вида в фитоценоезе (рис. 4). Популяция *C. geoides* — полночленная, т. е. способна

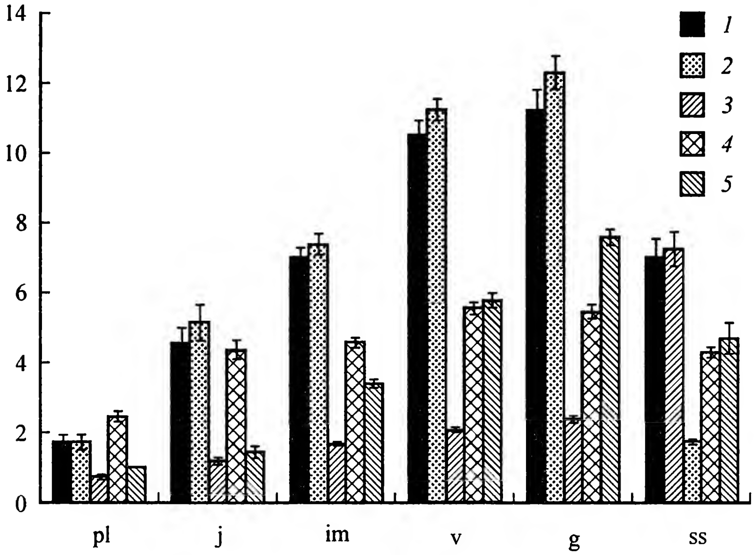


Рис. 3. Биоморфологическая характеристика возрастных состояний *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb., Онгудайский р-н, долина р. Айгунак, луговая степь, 15.06.01.

1 — высота вегетативной части растения, *2* — длина листа, *3* — ширина листа, *4* — отношение длина листа/ширина листа, *5* — число крупных сегментов на листе. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

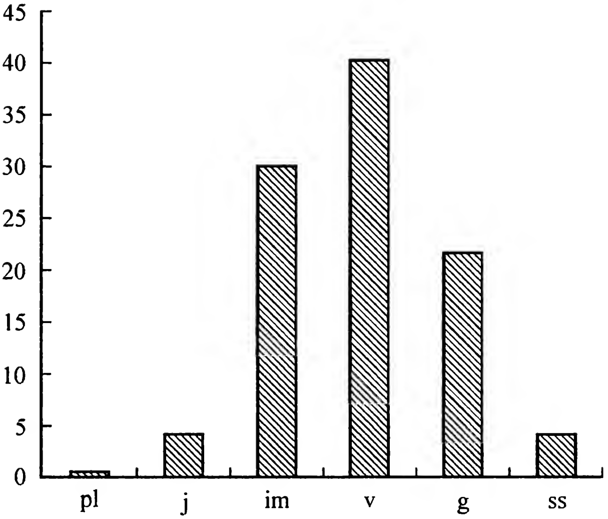


Рис. 4. Спектр возрастных состояний *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb., Онгудайский р-н, долина р. Айгунак, луговая степь, 15.06.01.

По оси ординат — доля, %. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

к самоподдержанию семенным путем. Возрастной спектр нормальный, левосторонний, растения прегенеративного периода составляют около 75 %, т. е. ¾ популяции. Такой спектр характерен для популяций с интенсивным возобновлением, большим отпадом особей на начальных этапах развития или при переходе во взрослое состояние.

Попытки интродукции *C. geoides* предпринимались сотрудниками Сибирского ботанического сада Томского университета, но положительных результатов не было получено. В Центральном сибирском ботаническом саду вид культивировался с 1962 г., семена вызревали лишь в отдельные годы, вегетационный период длился с середины апреля (сход снега) до середины октября. Несмотря на многочисленные посевы, всходы не были получены. Н. А. Полынцева и Л. Д. Утемова (1988) сделали вывод о нецелесообразности сохранения вида в культуре и необходимости сохранять территории в естественных условиях. Полученные нами данные расширяют возможности формирования культигенного ареала *C. geoides*. В Центральном сибирском ботаническом саду Г. П. Семеновой (2001) неоднократно проводилась интродукция *C. geoides*. Наблюдалось периодическое выпадение растений. К 2000 г. в коллекции вид не был представлен. *C. geoides* относят к среднеперспективным видам для интродукции (Семенова, 2001), т. е. видам, которые размножаются семенами и вегетативно, требуют полива и подбора световых и теневых участков, в отдельные годы подмерзают, ежегодно цветут и плодоносят, но в неблагоприятные годы их репродуктивная способность ослаблена, не всегда дают самосев. Однако, по нашим наблюдениям, *C. geoides* не образует самовозбновляющихся интродукционных популяций, растения являются малолетними, поэтому на данном этапе исследования эффективный способ сохранения вида в условиях культуры — лабораторно-теплично-грунтовый метод размножения (Дюрягина, 1982). Вероятно, на данном этапе исследования *C. geoides* следует отнести к малоперспективным видам. Для этой группы видов характерны: размножение только рассадным способом, низкая всхожесть семян при грунтовом посеве, низкая устойчивость проростков, требовательность к поливу в период высоких температур, неустойчивый феноритм, низкая семенная продуктивность, отсутствие самосева, зимонеустойчивость, продолжительность жизни 2—3 года.

В связи с вышеизложенным необходимы детальные исследования вегетативного размножения *C. geoides* в условиях культуры. Возможно, именно этот метод позволит создать устойчивые популяции в культуре. Вероятно, имеют значение микроэкологические условия произрастания вида в условиях интродукции, что требует дальнейших исследований и подбора участков для размножения растений.

Заключение

Таким образом, несмотря на то что исследования в природе предполагали успешную интродукцию *Coluria geoides* в условия лесостепной зоны на территории Центрального сибирского ботанического сада, на данном этапе исследования этот вид следует отнести к малоперспективным для интродукции. В условиях культуры вид не проявляет высокую толерантность. Лимитирующими факторами для вида, по-видимому, являются солнечная инсоляция и недостаточное увлажнение почвы. Природная ценопопуляция *C. geoides* в экологическом оптимуме полночленная, возрастной спектр нормальный, левосторонний. В течение жизненного цикла каждая особь проходит следующие морфогенетические этапы: первичный побег, куст, куртина, партикула. Критериями для определения возрастного состояния *C. geoides* можно считать высоту растения или длину наибольшего листа (альтернативные признаки), отношение длины и ширины наибольшего листа, число листьев, степень усложненности листа (количество крупных сегментов на листе), цвет и степень разрушения корневища. Необходимо дальнейшее изучение антэкологии вида, так как выявлены пустосемянность (у 30 % семян сформирована только семенная кожура) и низкий процент семинификации (34 %) , реальная семенная продуктивность — 11 семян на особь, число полноценных семян на особь — 8 штук. Требуется дальнейшее изучение биологии прорастания семян: у 70 % зародыш полностью сформирован, а грунтовая всхожесть — 3 %, всхожесть в лабораторных условиях — 50—60 %. Необходимы детальные исследования по вегетативному размножению *Coluria geoides* в условиях культуры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюшенко З. М., Федоров А. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. Л., 1986. 392 с.

Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826—831.

Дюрягина Г. П. К методике интродукции редких и исчезающих растений // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 5. С. 679—687.

Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С., Смирнов О. В. Ценопопуляция растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 184 с.

Камелин Р. В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул, 1998. 240 с.

Красная книга Республики Алтай. Растения. Новосибирск, 1996. 130 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1973. 342 с.

Пешкова Г. А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск, 2001. 192 с.

Полыванцева Н. А., Утемова Л. Д. Колюрия гравилатовидная — *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. // Биоэкологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1988. С. 68—74.

Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения, их химический состав, использование. Л., 1987. 328 с.

Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск, 1980. 228 с.

Семенова Г. П. Интродукция редких и исчезающих растений Сибири. Новосибирск, 2001. 132 с.

SUMMARY

The ontogenesis and morphology of *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. were studied in natural populations, the criteria for identifying are stages were determined. The major life cycle of an individual includes following morphogenetic stages: primary shoot, shrub, particle. 30 % seeds were empty (only seed peel developed). The distinctive features of the species are low coefficient of seed production (37.14 %), low real seed production (8 seeds per plant), low ground germinating power of seeds (3 %), high laboratory one (50—60 %). Careful studies of vegetative reproduction of *C. geoides* are necessary for conservation of the species under cultivation.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.251.04

© Л. Н. Волошко

СОВРЕМЕННАЯ СИСТЕМА ЗОЛОТИСТЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*CHRYSOPHYTA*)

L. N. VOLOSHKO. A MODERN CLASSIFICATION OF CHRYSOPHYCEAN ALGAE (*CHRYSOPHYTA*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс: (812) 234-45-12
E-mail: L.Voloshko@inbox.ru
Поступила 19.02.2008

Представлена современная классификация золотистых водорослей (*Chrysophyta*). Впервые приводятся латинские диагнозы секций *Tubulares*, *Planae* и *Trigonae* рода *Spiniferomonas* (*Paraphysomonadaceae*). Рассмотрены основные направления эволюции и роль кремниевых структур в таксономии золотистых водорослей.

Ключевые слова: *Chrysophyta*, современная классификация, основные линии эволюции, таксономия, кремниевые структуры, новые таксоны.

Настоящая работа является дополнением к обзору систем и филогенетических связей хризофитовых (Волошко, 2008). Система золотистых водорослей находится в постоянном движении и многие возникающие при ее построении проблемы все еще далеки от разрешения. Новые подходы к изучению хризофитовых с использованием методов электронной микроскопии, молекулярной биологии и биохимических методов и рассмотрение их в комплексе с другими гетероконтами позволили решить ряд филогенетических несоответствий. В представленном обзоре рассматриваются основные направления эволюции золотистых водорослей, обсуждается современная система *Chrysophyta* и подчеркивается важность кремниевых структур в таксономии золотистых водорослей.

Основные направления эволюции золотистых водорослей

В пределах группы золотистых водорослей можно проследить несколько эволюционных линий, базирующихся на *Ochromonas*-подобной организации клетки: а) усложнение морфологической организации; б) редукция хлоропласта; в) эволюция цитоскелета и клеточных покровов; г) редукция фотокинетической системы и фотосинтезирующих структур (Bourrelly, 1957).

Для *Chrysophyta* характерно большое разнообразие структурных типов. Морфологическая организация золотистых водорослей в ходе эволюции усложнялась от простой голой монады до ветвящихся нитей. Наиболее примитивно организованными считаются одиночные флагеллаты, монады, с одним или двумя жгутиками (*Chromulina* и *Ochromonas*), видимыми в световом микроскопе (СМ). Некоторые из монад соединены в колонии (*Uroglena*). Монады могут быть окружены чехлом, или лорикой, и такие лорикатные представители могут формировать колонии (*Dinobryon*). Клетки, одиночные или в колониях, могут быть покрыты кремниевыми чешуйками (*Mallomonas* и *Synura*). Среди золотистых могут быть и ризоподиальные формы (*Chrysamoeba*). Неподвижные формы покрыты слизью (*Chrysocapsa*) или имеют твердую клеточную стенку (*Stichogloea*). В ходе жизненного цикла появляются зооспоры, сходные с предполагаемыми анцестральными монадами. Таким образом, среди золотистых выделяются монадный, амебоидный (ризоподиальный), капсоидный, коккоидный, нитчатый и талломный уровни организации.

Другое направление эволюции золотистых водорослей — в усложнении покровов от чехла и фибриллярных лорик (*Dinobryon*), органических (*Chrysolepidomonas*) и кремниевых чешуек (*Paraphysomonas* и *Spiniferomonas*) до панциря из кремниевых чешуек (*Synura* и *Mallomonas*).

Специализация в ходе эволюции привела к редукции или полной потере некоторых структур: хлоропласта, фоторецепторной системы и жгутиков. Большинство видов золотистых миксотрофы, имеющие широкий спектр питания (Kristiansen, 2005). Они могут фиксировать углерод в ходе фотосинтеза (фототрофия), получать его из растворенных органических веществ (осмотрофия) или захватывать и поедать другие организмы (фаготрофия). Так, *Ochromonas* способен к смешанному питанию; предпочтительный способ его питания зависит от ряда факторов, в числе которых длительность светового периода, концентрация необходимых органических веществ и присутствие добычи. В темновых условиях его хлоропласт значительно сокращается. Хлоропласт у *Paraphysomonas* редуцирован до бесцветного лейкопласта (Preisig, Hibberd, 1983). У большинства видов *Paraphysomonas* фоторецепторная система редуцирована, но лейкопласт присутствует, при этом он может занимать любое положение, но обычно ассоциирован с ядром (Kristiansen, 1986; Moestrup, Andersen, 1991). Только у одного вида этого рода *P. caelifrica* хлоропласт имеет стигму напротив фоторецепторного вздутия. У *Chrysamoeba* неправильное деление клетки может привести к полной потере хлоропласта (Pascher, 1917). В этом случае этих бесцветных амеб связывает с золотистыми только образование стоматоцист.

Количество жгутиков 1 или 2 у золотистых водорослей в течение более чем 100 лет рассматривалось в качестве важного таксономического маркера на уровне порядков (*Chromulinales* versus *Ochromonadales*, Senn, 1900). Электронно-микроскопические (ЭМ) исследования показали, что одножгутиковые виды имеют вторые укороченные жгутики или остаточные базальные тела, а у видов, не имеющих жгутиков, были найдены двужгутиковые зооспоры (Preisig, 1995). Редукция короткого жгутика легко прослеживается в линии *Ochromonas / Chromulina*. Так, если у *Ochromonas* оба жгутика (длинный и короткий) видимы в световом микроскопе, то у *Chromulina* короткий жгутик утратил свою локомоторную функцию и редуцирован до короткого отрезка, несущего фоторецептор, который находится в кармане у стигмы. У лорикатного рода *Chrysococcus* (*Chrysococcaceae*) только длинный жгутик выходит через апикальную пору лорики, а короткий жгутик остается внутри лорики и функционирует как фоторецептор. У *Chrysocapsaceae*, *Stichogloeaceae* и других семейств жгутики имеются только у зооспор. Некоторые роды золотистых полностью утратили жгутики. Так, у *Bitrichia* они замещены ветвящимися ризоподиями. У *Hydrurus* и *Dictyochales* присутствует только один жгутик, второй редуцирован до базального тела. Фаготрофный способ питания в виде седиментации в пищевой корзине, цитоплазматическом выросте, поддерживаемом жгутиковым корнем и микротрубочками, способствовал формированию большего по размеру короткого жгутика в клетках бифлагеллатной линии. Поскольку в захвате и апробировании пищевой частицы (бактерии) участвуют оба жгутика, для удержания ее короткий жгутик должен быть не менее 1—2 мкм дл. (Moestrup, Andersen, 1991).

Молекулярно-биологические исследования золотистых водорослей подтвердили важность такого таксономического признака, как количество/длина жгутиков для классификации золотистых водорослей на уровне таксонов высокого ранга (Andersen et al., 1999; Andersen, 2004b). Жизненная форма (амебоидная, капсоидная, коккоидная, жгутиковая и др.) у хризофитовых также считается важным таксономическим признаком, но для таксонов более низкого уровня организации. Различные жизненные формы сформировались внутри и моно-, и бифлагеллатных групп.

Современная система *Chrysophyta*

Современная система хризофитовых находится в постоянном движении и многие вопросы классификации золотистых до сих пор остаются дискуссионными. Разделенные на несколько самостоятельных классов, хризофитовые вместе с другими классами гетероконтов включены в состав *Heterokontophyta* (= *Straminoshromes*): *Coscinodiscophyceae*, *Meridiophyceae*, *Bacillariophyceae*, *Bolidophyceae*, *Chrysomerophyceae*, *Chrysophyceae*, *Dichtyochophyceae*, *Eustigmatophyceae*, *Pelagophyceae*, *Phaeophyceae*, *Phaeothamniophyceae*, *Pingiophyceae*, *Raphidophyceae*, *Schizocladophyceae*, *Synurophyceae*, *Xanthophyceae* (Andersen, 2004b). В глобальной системе эукариот все гетероконтные водоросли и бесцветные протисты с трехчастными мастигонемами вошли в царство *Straminopiles* империи *Chromoalveolata* (Adl et al., 2005).

В зарубежных публикациях вместо таксона *Chrysophyta* широко используются термины без номенклатурного ранга — Chrysophytes и Golden algae. В состав Chrysophytes, помимо *Chrysophyceae* и *Synurophyceae*, включаются классы гетероконтных водорослей с неясным систематическим положением: *Dichtyochophyceae*, *Pelagophyceae, Phaeothamniophyceae*, а также бесцветные протисты *Bicosoecida* и класс *Haptophyceae* (= *Prymnesiophyceae*) (Preisig, 1995; Encyclopedia of Chrysophyte Genera, 2005; Kristiansen, 2005).

Автор настоящей статьи рассматривает золотистые водоросли как самостоятельный отдел *Chrysophyta* s. str., который объединяет близкородственные классы *Chrysophyceae* и *Synurophyceae*, имеющие монофилетическое происхождение (Andersen et al., 1999). Таксон *Chrysophyta* s. l., помимо *Chrysophyceae* и *Synurophyceae*, может включать и отдаленно родственные классы *Dichtyochophyceae*, *Pelagophyceae* и *Phaeothamniophyceae* (Silva, 1980; Bailey et al., 1998). Что касается двух других классов (*Bicosoecida* и *Haptophyceae*), то они, по-нашему мнению, не могут быть объединены с золотистыми водорослями: *Bicosoecida* представляют собой гетеротрофную линию гетероконтов, а гаптофитовые являются таксоном более высокого ранга (отдел *Haptophyta*) в составе *Chromoalveolata* (Andersen, 2004b, Adl et al., 2005).

Система *Chrysophyta* s. l. представляется нами на основании анализа обзорных работ Preisig (1995); Moestrup (1995); Encyclopedia of Chrysophyte genera (2001); Kristiansen (2005) и с учетом имеющихся сведений о нуклеотидной последовательности малой субъединицы рибосомной РНК (SSU rRNA) и кодирующего ее гена (Lavau et al., 1997; Andersen et al., 1999).

В составе *Chrysophyta* s. str. выделяются два класса — *Chrysophyceae* и *Synurophyceae,* которые, как мы упоминали выше, по морфологическим, биохимическим и молекулярно-биологическим данным являются близкородственными систематическими группами и имеют монофилетическое происхождение (Andersen, 2004a, b). Различие классов *Chrysophyceae* и *Synurophyceae* заключается в составе пигментов: *Chrysophyceae* имеют хлорофилл c_1 и c_2, тогда как *Synurophyceae* — только c_1 (Andersen, Mulkey, 1983). Кроме того, основания жгутиков (базальные тела) у *Synurophyceae* параллельны, а не под углом, как у *Chrysophyceae.* У *Synurophyceae* стигма отсутствует, но имеется фоторецепторное вздутие на жгутике, корни жгутика R_1 и R_2 сильно редуцированы. Отмечены отличия этих классов в морфологии и биогенезе наружных кремниевых структур — чешуек. Если у *Chrysophyceae* они формируются в специальных везикулах (SDV), смежных с везикулами эндоплазматического ретикулума (ER), то у *Synurophyceae* SDV функционируют в ассоциации с внешней мембраной хлоропласта.

Первоначально класс *Chrysophyceae* по количеству жгутиков разделялся на два порядка: *Chromulinales* и *Ochromonadales* (Starmach, 1985). Присутствие одного или двух жгутиков было одним из важнейших таксономических критериев в системе Bourrelly (1957, 1965), но уже в 1957 г. было продемонстрировано (ЭМ) (Faurée-Fremiet, Rouiller, 1957), что редуцированный жгутик спрятан в цитоплазматическом кармане. В результате два порядка были объединены в один — *Chromulinales*, в который вошли виды с одним или двумя видимыми в СМ жгутиками (Preisig, 1995).

Порядок *Chromulinales* включает в себя 8 семейств, сходных по строению подвижной стадии (*Ochromonas*-тип): *Chromulinaceae*, *Dinobryaceae*, *Paraphysomonadaceae, Chrysolepidomonadaceae, Chrysamoebaceae, Chrysocapsaceae, Chrysosphaeraceae* и *Chrysothallaceae.*

В сем. *Chromulinaceae* входят роды с голыми, одиночными клетками, с одним или двумя жгутиками. В это семейство входит большое количество видов, однако их морфологические признаки очень вариабельны, поэтому идентификация их исключительна трудна. Колониальные представители сем. *Chromulinaceae* включают роды *Uroglena* и *Uroglenopsis*. Они формируют сферические колонии с клетками, расположенными на поверхности, и соединяются системой ветвящихся протоплазматических или слизистых тяжей.

Сем. *Dinobryaceae* включает лорикатные формы, одиночные и колониальные. Клетки *Dinobryon* окружены твердой лорикой. Форма лорики у этого рода — главный таксономический критерий. Однако на форму лорики могут оказывать влияние колебания факторов среды (Ahlstrom, 1937). У колониальных видов *Dinobryon*, помимо формы лорики, важны также архитектура колонии и морфология цисты. Так, *Chrysococcus* имеет шаровидную лорику с одной или несколькими порами.

Таксономия сем. *Paraphysomonadaceae* основана на ультраструктуре кремниевых структур, чешуек и шипов (табл. I—III). *Chrysosphaerella* формирует сферические колонии или одиночные клетки, другие роды исключительно с одиночными клетками. *Spiniferomonas* и *Polylepidomonas* имеют хлоропласты, в то время как *Paraphysomonas* бесцветен. Виды сем. *Chrysolepidomonadaceae* несут органические чешуйки (Peters, Andersen, 1993), покрывающие и клетку, и жгутики.

Представители сем. *Chrysamoebaceae* по форме ризоподиальные, однако некоторые виды (*Chrysamoeba*) имеют в жизненном цикле жгутиковые стадии, а на ризоподиальной стадии может присутствовать короткий опушенный жгутик (Hibberd, 1971).

Прочие семейства порядка *Chromulinales* не имеют жгутиков, псевдоподий или ризоподий и подвижны только на стадии зооспоры. Клетки сем. *Chrysocapsaceae* окружены густой слизью (капсоидная структура). Представители сем. *Chrysosphaeraceae* имеют развитую клеточную стенку (коккоидная структура).

Сем. *Chrysothallaceae* с единственным родом *Phaeoplaca* характеризуется своей паренхимной организацией.

Ризоподиальные хризофитовые с редуцированной корневой системой жгутиков лорикой входят в сем. *Stylococcaceae* (*Hibberdiales*) (Andersen, 1989). Многие из них являются эпифитами нитчатых водорослей (*Chrysopyxis*). Зооспоры прикрепляются к нити посредством тонких нитей — фибрилл (Ivanov, 1899).

Порядок *Hydrurales* (с единственным сем. *Hydruraceae*) — капсоидный по своей организации и значительно отличается от других порядков. Представители его формируют большие слизистые талломы. *Hydrurus* имеет вид коричневатых ветвящихся нитей, прикрепленных к камням в холодных горных реках. Нити *Hydrurus* фактически представляют ветвящиеся слизистые массы, слизь которых выделяется отдельными клетками, расположенными в определенном порядке.

Второй класс *Synurophyceae* содержит единственный порядок *Synurales* с двумя семействами: *Mallomonadaceae* и *Synuraceae*. Кремниевые структуры *Synurophyceae* плотно собраны в виде панциря. Сем. *Mallomonadaceae* включает одиночные виды, чешуйки их панциря с кремниевыми щетинками. В сем. *Synuraceae* входят колониальные виды с чешуйками без щетинок (табл. II, III).

Третий класс золотистых — *Dictyochophyceae* — с интересным порядком *Dictyochales* (силикофлагеллаты), который характеризуется сложным наружным скелетом из полых кремниевых элементов. Этот порядок включает в себя всего несколько современных видов и сотни вымерших видов в миоцене. Предполагается, что тотальное вымирание силикофлагеллат произошло из-за нарушений в ходе эволюции процесса формирования цитоскелета (Tappan, 1980). Первоначально представители этого класса включались в класс *Chrysophyceae.* Недавние исследования (Daugbjerg, Henriksen, 2001) показали, что структура пластид класса *Dictyochophyceae* ближе всего к *Haptophyceae*, чем к хлоропластам *Chrysophyceae.* Позднее в *Dictyochales* были включены также порядки *Pedinellalles* (10 родов) и *Rhizochromulinales* (1 род) (Moestrup, 1995; Encyclopedia of Chrysophyte Genera, 2001).

Четвертый класс *Pelagophyceae* с двумя порядками — *Pelagomonadales* и *Sarcinochrysidales* — был установлен недавно на основе данных секвенирования нуклеотидов (Andersen, Saunders, 1993; Andersen, Preisig, 2002). Этот класс включает в себя виды, ранее ассоциировавшиеся с классом *Chrysophyceae.* У них сильно редуцированная корневая система жгутиков, а также из-за отсутствия ризопласта базальные тела прикрепляются прямо к ядерной мембране (Saunders et al., 1995). Помимо запасного продукта, сходного с хризоламинарином, они продуцируют уникальный стерол.

Пятый новый класс *Phaeothamniophyceae*, лишь недавно выведенный из состава *Chrysophyceae* (Bailey et al., 1998), объединяет 14 родов коккоидной, капсоидной и нитчатой структуры. Анализ последовательности генов указывает, что эта таксономическая группа ближе к классам *Xanthophyceae* и *Phaeophyceae*, чем к *Chrysophyceae.*

Отдел *CHRYSOPHYTA* Pascher, 1914

Класс *CHRYSOPHYCEAE* Pascher, 1914

Порядок *CHROMULINALES* Pascher, 1910

Сем. ***CHROMULINACEAE*** Engler, 1897

Одножгутиковые подвижные клетки: *Amphichrysis* Korshikov, 1929; *Chromulina* Cienk., 1870; *Chrysapsis* Pascher, 1910; *Mucosphaera* A. J. Dop et Van Beem, 1980; *Oikomonas* Kent, 1980; *Pyramidochrysis* Pascher, 1909; *Saccochrysis* Korschikov, 1941; *Sphaleromantis* Pascher, 1910.

Двужгутиковые подвижные клетки: *Anthophysa* Bory, 1822; *Atraktochrysis* R. Focke, 1957; *Chrysobotriella* E. Strand, 1928; *Chrysodendron* Pascher, 1927; *Chrysonephele* Pipes, P. A. Tyler et Leedale, 1989; *Chrysoxys* Skuja, 1948; *Cladonema* Kent, 1980; *Cyclonexis* A. Stoles, 1886; *Dendromonas* F. Stein, 1878; *Didymochrysis* Pascher, 1929; *Eusphaerella* Skuja, 1948; *Lepidochrysis* Ikavalko, Kristiansen et Thomsen, 1994; *Mycochrysis* Pascher, 1916; *Ochromonas* Vysotskij, 1887; *Ochrostylon* Pascher, 1942; *Siderodendron* E. G. Prinsgsheim, 1946; *Siphomonas* E. G. Pringsheim, 1946; *Spumella* Cienkowski, 1870; *Stipitochrysis* Korschikov, 1941; *Synuropsis* J. Schiller, 1929; *Uroglena* Ehrenberg, 1835; *Uroglenopsis* (Calkins) Lemmermann, 1899 emend. Wujek et R. H. Thompson, 2002; *Wellheimia* Pascher, 1917.

Сем. ***DINOBRYACEAE*** Ehrenberg, 1834

Одножгутиковые подвижные клетки: *Angulochrysis* Lackey, 1940; *Chrysococcus* G. A. Klebs, 1892; *Conradocystis* A. Hollande in Grassé, *Kephyrion* Pascher, 1911; *Lepochromulina* Scherffel, 1911; *Porochrysis* Pascher, 1917; *Woronichiniella* Skvortsov, 1961.

Двужгутиковые подвижные клетки: *Arthrochrysis* Pascher, 1942; *Arthropyxis* Pascher, 1942; *Chrysolykos* B. Mack, 1951; *Codonodendron* Pascher, 1942; *Dinobryon* Ehrenberg, 1834; *Epipyxis* Ehrenberg, 1838; *Ollicola* Vørs, 1992; *Poterioochromonas* Scherffel, 1911; *Pseudokephyrion* Pascher, 1913; *Sphaerobryon* F. J. R. Taylor, 1954; *Stokesiella* Lemmermann, 1908; *Stylochrysalis* F. Stein, 1878.

Сем. ***PARAPHYSOMONADACEAE*** Preisig et D. I. Hibberd, 1983

Двужгутиковые подвижные клетки: *Chrysosphaerella* Lauterborn, 1896; *Paraphysomonas* de Saedeler, 1929; *Polylepidomonas* Preisig et D. I. Hibberd, 1983.

Spiniferomonas E. Takahashi, 1973

Sect. *Tubulares* Voloshko sect. nov., 2008

Spinae tubulares, acuminatae, orbiculares in sectione tranversali. Squamae uniformes.

Typus: *S. bourrellyi* E. Takahashi, 1973.

Шипы трубчатые, заостренные, округлые на поперечном разрезе. Чешуйки одного плана строения.

Тип: *S. bourrellyi* E. Takahashi, 1973.

Sect. *Planae* Voloshko sect. nov., 2008

Spinae planae, acuminatae ad apicum. Squamae uniformes.

Typus: *S. abei* E. Takahashi, 1973.

Шипы плоские, заостренные у вершины. Чешуйки одного плана строения.

Тип: *S. abei* E. Takahashi, 1973.

Sect. *Trigonae* Voloshko sect. nov., 2008

Spinae trigonae, triangulares in sectione tranversali. Squamae plerumque structuris compositura quam in sectionibus *Tubulares* et *Planae.*

Typus: *S. trioralis* E. Takahashi, 1973.

Шипы трехгранные, на поперечном разрезе треугольные. Чешуйки более сложного строения, чем в секциях *Tubulares* и *Planae.*

Сем. ***CHRYSOLEPIDOMONADACEAE*** M. C. Peters et R. A. Andersen, 1993

Двужгутиковые подвижные клетки: *Chrysolepidomonas* M. C. Peters et R. A. Andersen, 1993.

Сем. ***CHRYSAMOEBACEAE*** Poche, 1913

Одножгутиковые подвижные клетки: *Amphirhiza* Skuja, 1948; *Chrysamoeba* G. A. Klebs, 1892; *Chrysostephanospaera* Scherffel, 1911; *Platychrysella* Valkanov, 1970.

Двужгутиковые подвижные клетки: *Brehmiella* Pascher, 1928; *Rhizoochromonas* K. H. Nicholls, 1990.

Жгутиковые стадии отсутствуют: *Chrysarachnion* Pascher, 1913; *Chrysidiastrum* Lauterborn in Pascher, 1913; *Leukapsis* Pascher, 1940; *Leukochrysis* Pascher, 1917.

Сем. ***CHRYSOCAPSACEAE*** Pascher, 1912

Одножгутиковые подвижные клетки: *Chrysocapsa* Pascher, 1913; *Chrysotilos* Pascher, 1931; *Dermatochrysis* Pascher, 1913; Entswisle et R. A. Andersen; *Eirmodesmus* L. A. Whitford, 1970; *Gloeochrysis* Pascher, 1925; *Kremastochrysis* Pascher, 1942; *Naegieliella (Chrysochaete),* Correns, 1893; *Pascherella* W. Conrad, 1926; *Phaeaster* Scherffel, 1927.

Двужгутиковые подвижные клетки: *Chrysocapsella* Bourrelly, 1957; *Kremastochrysis* Pascher, 1942; *Naegeliella* s. str.

Жгутиковые стадии отсутствуют: *Bourrellia* Dillard, 1970; *Chalkopyxis* Pascher, 1931; *Chrysosaccus,* Pascher 1925; *Heimiochrysis* Bourrelly, 1949; *Phaeosphaera* W. West et G. S. West, 1903.

Сем. ***CHRYSOSPHAERACEAE*** (= *Stichogloeaceae*) Pascher, 1914

Одножгутиковые подвижные клетки: *Chrysosphaera* Pascher, 1914; *Epicystis* Pascher, 1930.

Сем. ***CHRYSOTHALLACEAE*** (= *Phaeoplacaceae*) Huber-Pestalozzi, 1941

Phaeoplaca Chodat, 1926.

Порядок *HIBBERDIALES* R. A. Andersen, 1989

Сем. ***HIBBERDIACEAE*** R. A. Andersen, 1989

Chromophyton Woronin, 1880; *Hibberdia* R. A. Andersen, 1989.

Сем. ***STYLOCOCCACEAE*** Lemmermann, 1899

Bitrichia Woloszyńska, 1914; *Chrysoamphipyxis* K. H. Nicholls, 1987; *Chrysoaphitrema* Scherffel, 1927; *Chrysocrinus* Pascher, 1914; *Chrysopodocystis* Billard, 1978; *Chrysopyxis* F. Stein, 1878; *Chrysothecopsis* W. Conrad, 1931; *Chrysothylakion* Pascher, 1931; *Derepyxis* A. Stokes, 1885; *Heliapsis* Pascher, 1940; *Heliochrysis* Pascher, 1940; *Heterolagynion* Pascher, 1912; *Hyalocylix* J. B. Petersen et J. B. Hansen; *Kybotion* Pascher, 1940; *Lagynion* Pascher, 1912; *Platytheca* F. Stein, 1878; *Porostylon* Pascher, 1940; *Rhyzaster* Pascher, 1916; *Styloceras* Reverdin, 1919; *Stylococcus* Chodat, 1898.

Порядок *HYDRURALES* Pascher, 1931

Сем. ***HYDRURACEAE*** Rostafinsky, 1881

Celloniella Pascher, 1929; *Chrysonebula* J. W. G. Lund, 1953; *Hydrurus* C. Agardh, 1824; *Phaeodermatium* Hansgirg, 1889.

Класс *SYNUROPHYCEAE* R. A. Andersen, 1987

Порядок *SYNURALES* R. A. Andersen, 1987

Сем. ***MALLOMONADACEAE*** Deising, 1986

Conradiella ? Pascher, 1925; *Mallomonas* Perty, 1852, секции: *Akrokomae* Asmund et Kristiansen, 1986; *Alphaphorae* Preisig, 1989; *Annulatae* Asmund et Kristiansen, 1986; *Cucullatae* Barreto, 2001; *Grossae* Kristiansen, 2002; *Heterospinae* Momeu et Péterfi, 1979; *Insignes* Asmund et Kristiansen, 1986; *Leiboimeanae* Asmund et Kristiansen, 1986; *Mallomonas* Kristiansen, 2002; *Marsupales* Croome, Kristiansen et Tyler, 1998; *Multisetigerae* Asmund et Kristiansen, 1986; *Papillosae* Asmund et Kristiansen, 1986; *Planae* Momeu et Péterfi, 1979; *Pseudocoronatae* Asmund et Kristiansen, 1986; *Punctiferae* Asmund et Kristiansen, 1986; *Quadratae* Momeu et Péterfi, 1979; *Retrorsae* Siver, 1988; *Striatae* Asmund et Kristiansen, 1986; *Torquatae* Momeu et Péterfi, 1979.

Сем. ***SYNURACEAE*** Lemmermann, 1899

Chlorodesmos ? F. W. Phillips, 1882; *Chrysodidymus* Prowse, 1962; *Jaoniella* ? Skovrtsov, 1961; *Pseudosyncrypta* ? Kisselev, 1931; *Synura* Ehrenberg, 1835.

Класс *DICTYOCHOPHYCEAE* (Lemmermann, 1901) P. C. Silva, 1980

Порядок *DICTYOCHALES* Haeckel, 1894

Сем. ***DICHTYOCHACEAE*** Lemmermann, 1901

Dichtyota Ehrenberg, 1837; *Octactis* J. Schiller, 1925.

Порядок *PEDINELLALES* B. Zimm., Moestrup et G. Hällfors, 1984

Сем. ***PEDINELLACEAE*** Pascher, 1910

Actinomonas Kent, 1880; *Apedinella* Throndsen, 1971; *Ciliophrys* Cienkowski, 1876; *Mesopedinella* Daugbjerg, 1996; *Parapedinella* S. M. Pederen, P. L. Bleech et H. A. Thomsen, 1986; *Pedinella* Vysotskij, 1887; *Pseudopedinella* N. Carter, 1937; *Pteridomonas* Penard, 1889.

Сем. ***CYRTOPHORACEAE*** Pascher, 1911

Cyrtophora Pascher, 1911, *Palatinella* Vysotskij, 1887.

Порядок *RHIZOCHROMULINALES* O'Kelly et Wujek, 1994

Сем. ***RHIZOCHROMULINACEAE*** O'Kelly et Wujek, 1994

Rhizochromulina D.J. Hibberd et Chrétiennot-Dinet, 1979.

Класс *PELAGOPHYCEAE* R. A. Andersen et G. W. Saunders, 1993

Порядок *PELAGOMONADALES* R. A. Andersen, G. W. Saunders, 1993

Aureococcus Hargraves et Sieburth in Sieburth, P. W. Johnson et Hargraves, 1988; *Pelagococcus* R. E. Norris in J. Lewin, R. E. Norris, S. E. Jeffrey et B. E. Pearson, 1977; *Pelagomonas* R. A. Andersen et G. W. Saunders, 1993.

Порядок *SARCINOCHRYSIDALES* Gayral et Billard, 1977

Сем. ***SARCINOCHRYSIDACEAE*** R. A. Andersen et G. W. Saunders, 1993

Ankylochrysis Billard, 1995; *Aureoumbra* D. A. Stockwell, DeYoe, Hargraves et P. W. Johnson, 1997; *Chrysocystis* Lobban, D. Honda et Chihara, 1995; *Chrysonephos* W. R. Taylor, 1952; *Chrysoreinhardia* Billard in L. Hoffmann et al., 2000; *Nematochrysopsis* Chadfaud, 1947; *Sarcinochrysis* Geitler, 1930.

Класс *PHAEOTHAMNIOPHYCAE* R. A. Andersen et Bailey, 1998

Порядок *PHAEOTHAMNIALES* Bourrelly, 1954 emend. R. A. Andersen et Bailey, 1998

Chrysapion Pascher et Vlk, 1943; *Chrysocapsopsis* ? R. H. Thompsen et Wujek, 1998; *Chrysoclonium* Pascher, 1925; *Chrysodesmis* ? Starmach, 1970; *Koinopodion* ? Pascher, 1943; *Phaeobotrys* H. Ettl, 1966; *Phaeogloea* Chodat, 1922; *Phaeoschizochlamys* Lemmermann, 1898; *Phaeothamnion* Lagerheim, 1884; *Selenophaea* Chadat, 1922; *Sphaeridiothrix* Pascher et Vlk, 1943; *Stichogloea* Chodat, 1897; *Tetrachrysis* A. J. Dop, 1980; *Tetrapion* Pascher, 1943; *Tetrasporopsis* Lemmermann et Schmidle, 1902.

Порядок *PLEROCHLORIDELLALES* H. Ettl, 1956

Pleurochloridella Pascher in Rabenhorst, 1938.

Идентификация золотистых водорослей и сейчас представляет большие трудности вследствие недостаточности таксономически значимых признаков на уровне СМ и из-за высокой морфологической изменчивости видов. С начала активного использования методов ЭМ была описана тонкая структура кремниевых покровов (чешуек и щетинок) у почти 300 (25%) из 1200 видов золотистых водорослей (Kristiansen, 1996, 2005). Эти нежные структуры размером всего 1—10 мкм почти незаметны в СМ, поскольку их коэффициент отражения близок к коэффициенту отражения воды. Стандартным инструментом для изучения кремниевых чешуек и щетинок стал ЭМ с пределом разрешения 0.0002 вместо 0.2 мкм СМ. Устройство кремниевых структур имеет большую таксономическую значимость и дает возможность исследовать биогеографию и экологию этих организмов, а также использовать их в качестве индикаторных организмов, особенно в палеолимнологии. Именно поэтому мы достаточно подробно постарались описать их структуру.

В классе *Chrysophyceae* (сем. *Paraphysomonadaceae*) чешуйки гомополярные, радиальной или билатеральной симметрии (табл. I). Различают три типа чешуек: плоские чешуйки без структуры и ретикуляции, чешуйки с длинным центральным шипом и кроющие чешуйки со сложной суперструктурой, часто наподобие короны. У бесцветного рода *Paraphysomonas*, не имеющего хлоропласта, некоторые виды имеют один тип чешуек, другие — 2 или 3 типа (Preisig, Hibberd, 1983). Анализ последовательности генов подтверждает таксономию *Paraphysomonas*, основанную на морфологических данных (Caron et al., 1999). Так, *Paraphysomonas vestita*, *P. bandainensis*, *P. imperforata* и *P. foraminifera* (табл. I, *5—6*) представляют собой хорошо очерченную группу с чешуйками, несущими длинные шипы. Другая группа парафизомонасов с плоскими и кроющими чешуйками (*P. butcheri* и др.) являются лишь отдаленно родственными первой группе (табл. I, *7*). Другие роды сем. *Paraphysomonadaceae* — *Spiniferomonas* и *Chrysosphaerella* (с хлоропластами) — имеют как плоские чешуйки, так и с длинным шипом (табл. I, *1—4*, *8—11*). Род *Polylepidomonas* несет только плоские чешуйки с асимметричной орнаментацией. Кроме того, виды родов *Spiniferomonas* и *Polylepidomonas* представлены только одиночными клетками. Отличить *Spiniferomonas* от *Chrysosphaerella* более сложно. Если сначала род *Chrysosphaerella* был описан как колониальный (Lauterborn, 1899), то позднее были найдены виды с одиночными клетками (Wujek et al., 1977). Эти виды стали включать в род *Spiniferomonas*, но затем J. Kristiansen, D. Tong (1989) предложили внутри рода *Chrysosphaerella* выделить эволюционную линию увеличивающейся сложности. Для таксономии этого рода наиболее важна морфология шипа: основание шипа *Chrysosphaerella* имеет двойной базальный диск, в то время как у *Spiniferomonas* основание шипа простого строения. На уровне вида устройство основания шипа и орнаментация чешуйки *Chrysosphaerella* является важным таксономическим признаком.

Род *Spiniferomonas* включает виды с трубчатыми, плоскими и трехгранными шипами. Трехгранные шипы могут иметь крылья или другие структуры (табл. I, *8—11*). Виды с трехгранными шипами имеют более сложную структуру чешуйки (с двумя лакунами, с папилярными выростами и перемычками). Мы посчитали необходимым выделить в составе рода *Spiniferomonas* 3 самостоятельные секции *Tubulares*, *Planae* и *Trigonae*, описания которых даны в настоящей статье. К классу *Synurophyceae* относят 4 рода: *Mallomonas* (*Mallomonadaceae*), *Synura*, *Chrisodidymus* и *Tessellaria* (*Synuraceae*). Кремниевые структуры у *Synurophyceae* гетерополярные с билатеральной симметрией и собраны в виде панциря из спиральных или поперечных рядов, в которых чешуйки плотно скреплены вместе глюкопротеином. На поверхности клетки их может быть до четырех различных типов (табл. III).

Сем. *Synuraceae* включает в себя колониальные формы, среди которых род *Synura* — многоклеточный. Колонии близкородственного *Chrysodidymus* состоят всего из двух клеток. Все чешуйки у *Synura* ориентированы параллельно оси клетки. Почти у всех видов этого рода гетерополярные чешуйки с апикальным полым шипом или дорзальным гребенем (килем) (табл. IV, *А—Б*). Обе эти структуры являются частью основной пластинки и развиваются в одной везикуле (SDV) с чешуйкой.

По структуре чешуйки род *Synura* делится на три секции: *Synura*, *Peterseniana*e и *Lapponica* (Kristiansen, Preisig, 2007). В секции *Synura* чешуйки с дистальным шипом и с вторичными стуктурами в виде ребер и папилл (табл. III, *1—3;* IV, *Б*). В секции *Petersenianae* (табл. III, *5—10;* IV, *А*) чешуйки без шипа, но с полым медианным гребнем (килем). В секции *Lapponica* чешуйки не имеют никакой орнаментации, кроме центрального выроста (вздутия) (табл. III, *4*). В панцире клетки кромка чешуйки направлена внутрь и прикрывается соседними чешуйками, а гребень располагается на наружном (дистальном) конце. Секции *Petersenianae* и *Synura* хорошо отличаются морфологией и последовательностью генов; они являются родственными группами, но, вероятно, не монофилетическими. Наиболее примитивным видом считается *Synura sphagnicola* без какой-либо орнаментации чешуйки и с коротким дорзальным гребнем (Lavau et al., 1997).

Род *Tessellaria* с единственным видом *T. volvocina* имеет чешуйки, сходные с *S. lapponica*, но без центрального выроста (Wee, 1997). Этот род занимает как бы промежуточную позицию между *Synurophyceae* и *Chrysophyceae.*

Род *Mallomonas* с одиночными клетками, обычно с одним жгутиком, короткий жгутик редуцирован почти у всех видов до короткого отрезка. От апекса до заднего конца клетки у него могут располагаться до 4 типов морфологически дифференцированных чешуек (табл. III). Основная пластинка трехчастной чешуйки *Mallomonas* делится толстым V-образным ребром на щит и кромки (табл. IV, *С*). На внешней стороне чешуйки могут быть вторичные структуры: ребра, папиллы, поры и ретикуляции. С помощью особой дистальной структуры чешуйки — купола — к ней прикрепляется щетинка. На поверхности клетки чешуйки могут располагаться продольно, под косым углом или поперек оси клетки (Siver, 1991).

У большинства видов *Mallomonas* некоторые или все чешуйки несут от одной до нескольких щетинок. Щетинка имеет вид скрученной в трубку пластины с неплотно замкнутыми краями, формирующими продольную щель (Wujek, Kristiansen, 1978). Щетинка своим расширенным концом (ногой) прикрепляется к выемке купола. Ствол щетинки может быть гладким или с зубчатостью, иногда со сложными терминальными структурами: шлем (*M. acaroides*), острие (*M. costata*, *M. intermedia*) или крючья (*M. heterospina*) (табл. III, *4—6*, *9*, *10*). Дистальная часть щетинки бифуркатная, псевдобифуркатная или заостренная. Существуют 2 типа зубчатых щетинок: *краспедодонтный* тип — с зубчатостью вдоль края щели ствола щетинки и *нотакантический* — с зубчатостью, не связанной с краем щели. Бифуркатные и краспедодонтные щетинки являются, очевидно, более примитивными структурами, они всегда прикрепляются к чешуйкам более простой конструкции и без купола (Asmund, Kristiansen, 1986). Нотакантические щетинки, вероятно, являются более высокоорганизованными. Эти щетинки обычно вставляются в купол чешуйки более сложного устройства с апикальной и базальной частью. При движении клетки щетинки направлены назад, а при отсутствии движения располагаются почти перпендикулярно к поверхности клетки.

Щетинки *Mallomonas* не гомологичны шипам *Synura*. Предполагается, что трубчатые хвостовые чешуйки у некоторых видов *Synura* гомологичны наиболее примитивным щетинкам *Mallomonas* (Kristiansen, Vigna, 1994). И щетинки, и трубчатые чешуйки конструируются тем же способом, как не полностью скрученные трубки (Wetherbee et al., 1995). У *Mallomonas* чешуйки и щетинки производятся в везикулах (SDV), ассоциированных с внешней мембраной хлоропласта, как у *Synura* (Wujek, Kristiansen, 1978; Mignot, Brugerolle, 1982). Однако шаблон чешуйки у *Mallomonas* формируется не с участием хлоропластной мембраны, а с помощью микрофибрилл.

Различные типы чешуек и щетинок определяют различные секции рода *Mallomonas* и это подтверждается молекулярными данными (Lavau et al., 1997). В настоящее время в составе рода *Mallomonas* выделяется 19 секций (Kristiansen, 2002). Если первичные структуры чешуйки (купол, V-образное ребро) более информативны на высоком таксономическом уровне, то вторичные структуры (папиллы и нежные ретикуляции) — при таксономии на более низком уровне. В примитивных секциях рода чешуйки гладкие или ретикулированные, большинство их часто без купола. Отсутствие купола подтверждается последовательностью генов как примитивный признак (Lavau et al., 1997), поэтому статус секции *Planae* считается самым низким по своей организации, где все чешуйки одного типа устройства и без купола (табл. III, *8*). В секции *Heterospinae* ретикулированные чешуйки со следами купола (табл. III, *5*, *6*). Щетинки здесь двух типов, игольчатые и с крючьями. В секции *Punctiferae* помимо ретикуляции на чешуйке имеется V-образное ребро (табл. III, *12*).

M. acaroides, типовой вид рода, принадлежит самой большой секции — *Mallomonas*. Чешуйки трехчастного типа и разделяются на купол, щит и фланги (табл. IV, *C*). Щит и фланги отделены друг от друга V-образным ребром. Базальная пластинка часто с вторичными структурами, ребрами и ретикуляциями. ЭМ показывает, что эти вторичные структуры располагаются на внешней, дорзальной стороне чешуйки. Внутренняя поверхность ее совершенно плоская и гладкая, за исключением входа в купол. У *M. crassisquama* имеется до 4 типов чешуек и 2 типа щетинок: зубчатые и щетинки со шлемом с особо устроенной вершиной (табл. III, *1—4*). Соотношения между этими 2 типами щетинок таково, что при низких температурах формируются только первые, а при высоких только вторые, при средних температурах — и те, и другие (Siver, Scogstad, 1988). На морфологию чешуек у *Synura petersenii* влияет величина pH и температура среды (Gutowski, 1995; Nogina et al., 2005). У *M. tonsurata* морфология и чешуек, и щетинок зависит от температуры (Martin-Wagenmann, Gutowski, 1995).

В секции *Quadratae* чешуйки очень толстые, ромбовидные. Их спиральное расположение придает клетке конический вид (табл. III, *1—2*).

В секции *Torquatae* на одной и той же клетке имеется 3 типа чешуек. Основание жгутика окружено воротником из апикальных треугольных чешуек (табл. III, *7*).

Плоские чешуйки без купола со слабо выраженными вторичными структурами или вообще без них и без купола рассматриваются как более примитивные по своей организации (Lavau et al., 1997). От них могли возникнуть более сложные чешуйки с куполом и более тонкой вторичной структурой. Недавние палеонтологические исследования в северо-западной части Канады подтвердили эти предположения (Siver, Wolfe, 2005). Чешуйки с куполом и щетинками были встречены в более поздних отложениях осадочных пород, чем плоские чешуйки без купола. Можно предположить, что в процессе эволюции возрастала специализация разных типов чешуек.

Результаты секвенирования генов малой субъединицы рибосомной РНК подтверждают, что род *Mallomonas* является естественной монофилетической группой, а его подразделения на секции в основном поддерживаются (Lavau et al., 1997).

Покоящиеся стадии золотистых водорослей, кремниевые стоматоцисты, также могут иметь видоспецифические структуры: выросты и шипы на поверхности, воротник вокруг входного отверстия (поры) и т. п. Пора может закрываться кремниевой пробкой. Эти сведения особенно полезны при исследовании осадочных пород, где стоматоцисты встречаются обильно. Однако видовая идентификация цист до настоящего времени все еще затруднена. У большинства стоматоцист определяется только их принадлежность к тому или иному морфотипу (Duff et al., 1995). Стоматоцисты некоторых видов были описаны по структуре чешуек, сохранившихся на их поверхности на последней стадии цистообразования (Kristiansen, 2001). Для достоверной видовой идентификации стоматоцист особенно перспективно изучение полных жизненных циклов этих водорослей в культуре.

Филогенетическое древо, построенное на основе морфологических и молекулярных данных, ясно показывает, что *Synura* и *Mallomonas* являются близкородственными группами, в то время как *Tessellaria* занимает более анцестральную позицию, но в то же время имеет родственные связи и с *Chrysophyceae*. В целом родственные связи *Synurophyceae*, выстроенные на морфологических характеристиках в высокой степени поддерживаются данными секвенирования генов (Leadbeater, 1990; Lavau et al., 1997).

Благодарности

Пользуюсь случаем выразить благодарность К. Л. Виноградовой за ценные замечания при подготовке рукописи к печати. Латинские диагнозы секций рода *Spiniferomonas* составлены с помощью А. Е. Грабовской.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балонов И. М. Род *Synura* Ehr. (*Chrysophyta*). Биология, экология, систематика // Биология, морфология и систематика водных организмов. Л., 1976. С. 61—81.

Волошко Л. Н. Обзор систем золотистых водорослей (*Chrysophyta*) // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 4. С. 513—526.

Adl S. M. L., Simpson A. G. B., Farmer M. A. et al. The new higher lever classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists // J. Eukaryot. Microbiol. 2005. Vol. 52. N 5. P. 399—451.

Ahlstŕom E. H. Studies on variability in the genus *Dinobryon* (*Mastigophora*) // Trans. Amer. Microscop. Soc. 1937. Vol. 56. P. 139—159.

Andersen R. A. The *Synurophyceae* and their relationship to other golden algae // Beih. Nov. Hedw. 1989. Vol. 95. P. 1—26.

Andersen R. A. A historical review of heterocont phylogeny // Japan. J. Phycol. 2004a. Suppl. 52. P. 153—162.

Andersen R. A. Biology and systematics of heterocont and haptophyte algae // Amer. J. Bot. 2004b. Vol. 91. N 10. P. 1508—1522.

Andersen R. A., Van de Peer, Potter D., Sexton J. P., Kawachi M., LaJeunesse T. Phylogenetic analysis of the SSU rRNA from members of the *Chrysophyceae* // Protist. 1999. Vol. 150. P. 71—84.

Andersen R. A., Mulkey T. J. The occurrence of chlorophylls C_1 and C_2 in the *Chrysophyceae* // J. Phycol. 1983. Vol. 19. P. 289—294.

Asmund B., Kristiansen J. The genus *Mallomonas* (*Chrysophyceae*). A taxonomic survey based on the ultrastructure of silica scales and bristles // Opera Botanica. 1986. Vol. 85. P. 1—128.

Bailey J. C., Bidigare R. R., Christensen S. J., Andersen R. A. Phaeothamniophyceae classis nov.: a new lineage of chromophytes based upon photosynthetic pigments, rbc1 sequence analysis and ultrastructure // Protist. 1998. Vol. 149. P. 245—263.

Bourrelly P. Recherches sur les Chrysophycées. Morphologe, Phylogénie ie. Systématique // Rev. Algol. Mem. 1957. Ser. 1. P. 1—412.

Bourrelly P. La classification des Chrysophycées: ses problemes // Rev. Algol. 1965. N 9. P. 56—60.

Caron D. A., Lim E.L., Dennett M. R. et al. Molecular phylogenetic analysis of heterotophic chrysophyte genus *Paraphysomonas* (*Chrysophyceae*) and the design of rRNA targeted oligonucleotide probes for two species // J. Phycol. 1999. Vol. 35. P. 824—837.

Daugbjerg N., Henriksen P. Pigment composition and rbcL gene gene sequences support their sister group relationship to diatoms // J. Phycol. 2001. Vol. 37. P. 1110—1120.

Duff K. E., Zeeb B. A., Smol J. P. Atlas of chrysophycean cysts / Dev. in Hydrobiol. Ser. 99. 189 p.

Encyclopedia of Chrysophyte Genera. Ed. by J. Kristiansen, H. R. Preisig / Biblioteca Phycologica. 2001. Bd 110. 260 p.

Faurée-Fremiet E., Rouiller C. Le flagelle interne d,une chrysomonadale // C. R. Acad. Sci. 1957. Vol. 244. P. 2655—2657.

Gutowski A. Temperature variability of scales and bristles of *Mallomonas tonsurata* Teiling em. Krieger (*Synurophyceae*) // Там же. Vol. 114. 1996. P. 125—146.

Hibberd D. J. Observations on the cytology and ultrastructure of flagellar scales in the genus *Synura* (*Chrysophyceae*) // Br. Phycol. J. 1971. Vol. 6. P. 207—223.

Ivanov L. Bertrag zur Kenntniss der Morphologie und Systematic der Chrysomonaden // Bull. Acad. Imp. Sci. St. Petersbourg. 1899. Vol. 11. P. 247—262.

Kristiansen J. The ultrastructural basis of chrysophyte systematics and phylogeny // CRC Crit. Rev. Plant Sci. 1986. Vol. 4. P. 149—211.

Kristiansen J. Silica structures in the taxonomy and identification of scaled chrysophytes // Beih. Nov. Hedw. 1996. Vol. 112. P. 355—365.

Kristiansen J. Golden algae. A biology of chrysophytes. Koenigstein, 2005. 167 p.

Kristiansen J., Tong D. Silica-scaled chrysophytes of Wuhan, a preliminary note // J. Wuhan Bot. Res.1989. Vol. 6. P. 97—100.

Kristiansen J., Vigna M. S. Tubular scales in *Synura* and the possible origin of bristles in *Mallomonas* (*Synurophyceae*) // Phycologia. 1994. Vol. 33. P. 67—70.

Kristiansen J., Preisig H. R. Chrysophyceae and *Haptophyceae*. 2 Tail: *Synurophyceae* / Ed. by B. Büdel, G. Gärtner, L. Krienitz, H. R. Preisig, M. Schagert. Süsswasserflora von Mitteleuropa. 2007. Vol. 1/2. 121 p.

Lauterborn R. Protozoen-Studien. IV. Flagellaten aus dem Gebiete des Oberrheins // Zeitschr. wiss. Zool. 1899. Vol. 65. P. 369—391.

Lavau S., Saunders G. W., Wetherbee R. A phylogenetic analysis of the *Synurophyceae* using molecular data and scale case morphology // J. Phycol. 1997. Vol. 33. P. 135—151.

Leadbeater B. S. C. Ultrastucture and assembly of the scale case in *Synura* (*Synurophyceae* Andersen) // Br. Phycol. J. 1990. Vol. 25. P. 117—132.

Manton I. Observations with the electron microscope on *Synura caroliniana* Whitford // Proc. Leeds Philos. Soc. 1955. Vol. VI (V). P. 306—316.

Martin-Wagenmann B., Gutowski A. Scale morphology and growth characteristics of clones of Synura petersenii (Synurophyceae) at different temperatures / Ed. by C. D. Sandgren, J. P. Smol, J. Kristiansen. Chrysophyte algae. Distribution, phylogeny and development. Cambridge, 1995. P. 345—360.

Mignot J. P., Brugerolle G. Scale formation in chrysomonad flagellates // J. Ultrastr. Res. 1982. Vol. 81. P. 13—26.

Moestrup Ø. Current status of chrysophyte «splinter groups»: synurophytes, pedinellids, silicoflagellates / Ed. by C. D. Sandgren, J. P. Smol, J. Kristiansen. Chrysophyte algae. Distribution, phylogeny and development. Cambridge, 1995. P. 75—91.

Moestrup Ø., Andersen R. A. Organization of heterotrophic heteroconts / Ed. by D. J. Patterson, J. Larsen. The biology of free-living heterotrophic flagellates. Oxford, 1991. Vol. 45. P. 333—360.

Nogina N. V., Gavrilova O. V., Voloshko L. N. Silica structures and cell growth of *Synura petersenii* in gradient of pH // Beih. Nov. Hedw. 2005. Vol. 128. P. 249—256.

Pascher A. Flagellaten und Rhizopoden in ihren gegenseitigen Beziehungen // Arch. Protistenk. 1917. Vol. 38. P. 1—87.

Peters M. C., Andersen R. A. The fine structure and scale formation of *Chrysolepidomonas dendrolepidota* gen et sp. nov. (*Chrysolepidomonadaceae* fam. nov.) // J. Phycol. 1993. Vol. 29. P. 469—475.

Preisig H. A modern concept of chrysophyte classification / Ed. by C. D. Sandgren, J. P. Smol, J. Kristiansen. Chrysophyte algae. Distribution, phylogeny and development. Cambridge, 1995. P. 46—74.

Preisig H. R., Hibberd D. A. Ultrastructure and taxonomy of *Paraphysomonas* and related species // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 2. P. 601—638; Vol. 3. P. 695—723.

Saunders G. W., Potter D., Paskind M. P., Andersen R. A. Cladistic analyses of combined traditional and molecular data sets reveal a new algal lineage // Proceed. Nation. Acad. Sci. Unit. States Amer. 1995. Vol. 92. P. 244—248.

Silva P. C. Names of classes and families of living algae // Regnum Vegetabile. 1980. Vol. 103. P. 1—156.

Siver P. A. The biology of *Mallomonas* // Dev. Hydrobiol. 1991. Vol. 63. 228 p.

Siver P. A., Scogstad A. Morphological variation and ecology of *Mallomonas crassisquama* (*Chrysohyceae*) // Nord. J. Bot. 1988. Vol. 8. P. 99—107.

Siver P. A., Wolfe A. P. Eocene scaled chrysophytes with pronounced modern affinities // Int. J. Plant Sci. 2005. Vol. 166. N 3. P. 533—536.

Starmach K. Chrysophyceae und *Haptophyceae* / Ed. by H. Ettl, J. Gerloff, H. Heynig, D. Mollenhauer. Süsswasserflora von Mitteleuropa 1. Stuttgart, 1985. 515 p.

Tappan H. The Palaeobiology of Plant Protists. San Francisco: Freeman. 1980. 1028 p.

Wee J. L. Scale biogenesis in synurophycean protists: phylogenetic implications // Crit. Rev. Plant Sci. 1997. Vol. 16. P. 497—534.

Wetherbee R., Ludwig M., Koutulis A. Immunological and ultrastructural studies of scale development in *Mallomonas* and *Apendinella* / Ed. by C. D. Sandgren, J. P. Smol, J. Kristiansen. Chrysophyte algae. Distribution, phylogeny and development. Cambridge, 1995. P. 165—178.

Wujek D. E., Gretz M., Wujek M. E. Studies on the Michigan *Chrysophyceae*. IV // The Michigan Botanist. 1977. Vol. 16. P. 191—194.

Wujek D. E., Kristiansen J. Observations on bristle- and scale- production in *Mallomonas caudata* (*Chrysophyceae*) // Arch. Protistenk.1978. Vol. 120. P. 213—221.

SUMMARY

The paper gives a modern overview of a classification system of chrysophycean algae (*Chrysophyta*). It shows the importance of the available techniques such as light and electron microscopy, biochemistry, and molecular biology for solving phylogenetic problem. The descriptions of three new sections (*Tubulares*, *Planae* and *Trigonae*) of the genus *Spiniferomonas* are presented. The evolutionary trends and significance of silica structure for taxonomy of the chrysophycean algae are discussed.

УДК 582.715 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 8

© В. В. Бялт,[1] С. Б. Гончарова,[2] В. С. Сун-ден-хо[3]

AIZOPSIS RHODOCARPA (*CRASSULACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ИЗ ЦЕНТРАЛЬНОЙ СИБИРИ

V. V. BYALT, S. B. GONCHAROVA, V. S. SUN-DEN-KHO. *AIZOPSIS RHODOCARPA* (*CRASSULACEAE*), A NEW SPECIES FROM CENTRAL SIBERIA

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, отдел Гербарий высших растений (LE)
197376, С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: byalt66@mail.ru
[2] Ботанический сад-институт ДВО РАН
690024 Владивосток, ул. Маковского, 142
E-mail: svgontch@bgi.dvo.ru
[3] МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический ф-т, каф. геоботаники
Поступила 12.02.2008

По гербарным образцам, собранным в Закаменском р-не Бурятии (хр. Малый Хамар-Дабан), Читинской обл. и Северо-Восточной Монголии, приводится описание нового для науки вида *Aizopsis rhodocarpa* V. Byalt et Sun-Den-Kho sp. nov. (*Crassulaceae*). Новый вид имеет пурпурные чашелистики, завязи и листовки, одиночные стебли, в среднем более узкие стеблевые и широкие прицветные листья, более тонкие корневища. По совокупности признаков он хорошо отличается от близких видов *A. aizoon, A. kamtschatica* и *A. middendorffiana.* Обсуждается возможное гибридогенное происхождение этого вида.

Ключевые слова: флора, Сибирь, Бурятия, Монголия, толстянковые, *Crassulaceae, Aizopsis*, новый вид.

Во время научной экспедиции в Южную Бурятию (Восточная Сибирь) в 2000 г. В. С. Сун-ден-хо был собран в цветущем состоянии новый вид из рода *Aizopsis* Grulich (*Sedum* s.l.), внешне сходный с *Aizopsis aizoon* (L.) Grulich (*Crassulaceae*), но отличающийся от него по целому ряду признаков. Позже такие же растения были собраны А. В. Галаниным и А. В. Беликович в Читинской обл. и Северо-Восточной Монголии (2003—2006 гг.). Основными отличиями нового вида являются пурпурные чашелистики, завязи и плоды, в основном одиночные стебли, более выраженная гетерофиллия и более тонкие корневища. По общему габитусу и жизненной форме (корневищные многолетники с моноцикличными побегами), этот вид сходен с *A. aizoon* и хорошо отличается от *A. kamtschatica* (Fisch.) Grulich, у которого чашелистики и зрелые листовки тоже пурпуровые или красноватые. *A. kamtschatica* имеет другую жизненную форму — гемикриптофита (полукустарника-полукустарничка), с довольно многочисленными, одревесневающими при основании стеблями, кроме того, у него несколько более широкие, темно-зеленые листья и цветки с зеленоватыми завязями, которые краснеют только ко времени созревания листовок.

Среди видов *Aizopsis* различных «Флор», включающих Бурятию или соседние с ней районы (Борисова, 1939; Грубов, 1982; Пешкова, 1994; Безделева, 1995; Fu, Ohba, 2001, и др.), сходных с нашим видом таксонов нам не удалось обнаружить.

Однако А. Г. Борисова (1939) указывает вслед за R. L. Praeger (1921) на существование гибрида между *A. aizoon* и *A. kamtschatica* с промежуточными признаками (листья, как у *A. aizoon*, а цветки и соцветия, как у *A. kamtschatica*). Этот гибрид был получен в культуре, а о том, что он встречается также в природных условиях, сведений у нас нет. *A. aizoon* широко распространен по всей Южной Сибири, тогда как *A. kamtschatica* отсутствует в Сибири (Пешкова, 1994), а другой близкий вид *A. middendorffianum* (Maxim.) Grulich известен только близ границы Сибири и российского Дальнего Востока (в Сев.-Вост. Якутии и на востоке Читинской обл.) и в Бурятии тоже не встречается. Гипотетически все же можно допустить, что наш новый вид является результатом гибридизации *A. aizoon* и *A. kamtschatica* (исходя из его промежуточных признаков), но она могла иметь место очень давно, когда *A. kamtschatica* был более широко распространенным в Сибири. В этом случае наш вид является не гибридом, а новым гибридогенным видом. Его описание и основные отличительные признаки мы приводим ниже.

Aizopsis rhodocarpa V. Byalt et Sun-Den-Kho sp. nov.

Planta perennis rhizomatoza cum caulibus monocyclicis. Rhizoma relative longum, ad 0.5 cm crassum et ad 10 longum, obliquum vel rectum. Caules 1—2 (3), 15—30 cm alti, 0.1—0.25 cm crassi, omnes fertiles, foliosi, glabri, simplices, erecti vel ad basin subflexuosi. Folia alterna, elongato-lanceolata vel late-linearia, 2.5—4 (6.5) cm longa, 0.5—0.9 (1.2) cm lata, crassa, margine inaequaliter serrato-dentata, apice acuminata, ad basin versus sensim cuneata. Inflorescentia corymbosa, pluriramosa, cum ramulis plus minusve horizontalibus, compacta, plana, foliis floralibus inflorescentia multo longioribus cincta. Sepala 2—2.5 mm longa, purpurea vel purpureo-brunnea, ad basin rotundata, apice longe subulata, crassa. Petala 4—6 mm longa, aurea, elliptico-lanceolata, apice acuminata. Stamina 10, petalis paulum breviora, antherae et grana pollinis flavae. Ovaria ad basin connata, ovata, lateraliter compressa, ventre convexa. Squamulae hypoginae nectariferae 5, flavae, parvulae... Fructus — quinquae-folliculus hemisyncarpus. Folliculi maturi ca. 4—5 mm longi, stellato-patentes, cum rostro stricto subulato ca. 0.5—1 mm longo, facile fragili. Semina 0.8—0.9 mm longa, elongato-obovata vel ellipsoidea, unilateraliter truncata, atro-fusca, striata.

Anthesis Julio et Augusto.

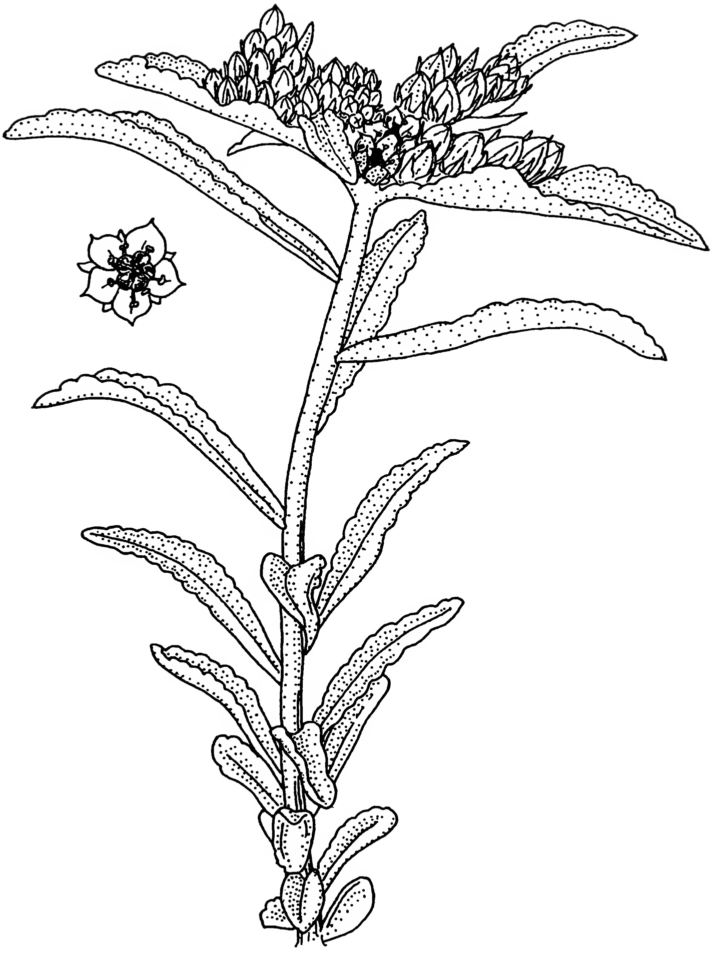


Рис. 1. *Aizopsis rhodocarpa* V. Byalt et Sun-Den-Kho sp. nov.

Typus: Federatio Rossica, Burjatia, distr. Zakamensk, ad jugum Malyj Chamar-Daban, in ripa fl. Barun-Zerincha dextra prope oppidum Bortoi, ad pedem jugi parvi lapidosi, steppa variiherboso-graminea cum fruticibus (*Pentaphylloides fruticosa*, *Betula exilis* etc.), solum lapidoso-schistosum, 22 VII 2001, V.S. Sun-Den-Kho s.n. (LE! holo).

Affinitas. A speciebus proximis differt: a *Aizopsis aizoon* sepalis, ovariis et fructibus purpureis, caulibus imprimis solitariis et rhizomatis tenuioribus, a *A. kamtschatica* biomorpha (planta perennis rhizomatosa cum caulibus monocyclicis), caulibus imprimis solitariis et ovariis purpureo-viridibus ad anthesin, a *A. middendorffiana* biomorpha (planta perennis rhizomatosa cum caulibus monocyclicis), caulibus imprimis solitariis, sepalis, ovariis et fructibus purpureis (fig. 1, 2).

Area geographica: Sibiria centralis (Dauria) et Mongolia septentrionali-orientalis.

Корневищный многолетник с моноцикличными побегами. Корневище относительно длинное, до 0.5 см толщ. и до 10 см дл., косое или прямое. Стеблей 1—2 (3), 15—30 см выс., 0.1—0.25 см толщ., все плодущие, олиственные, голые, простые,

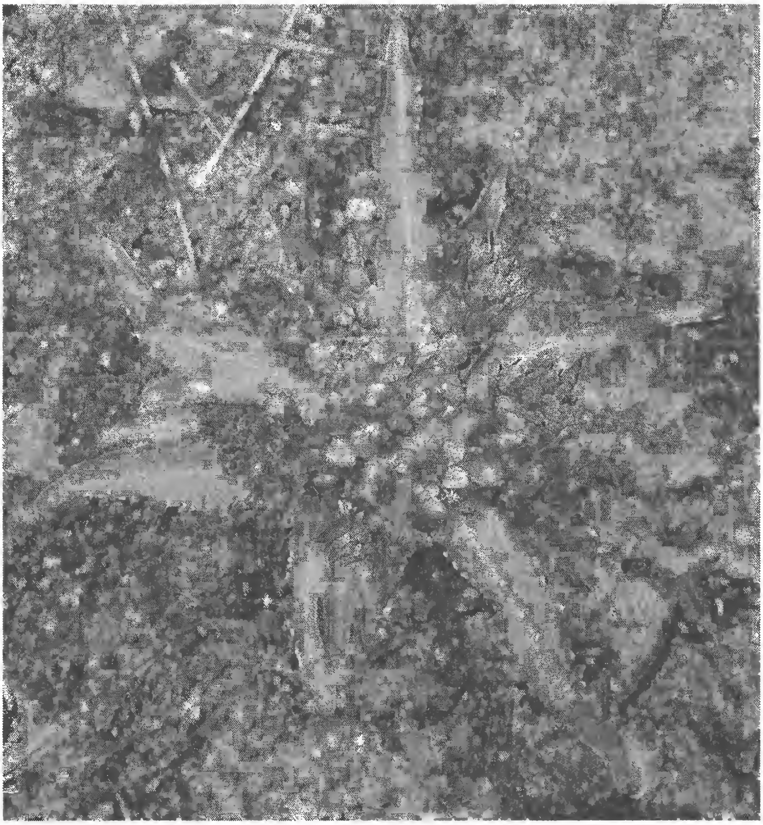


Рис. 2. Соцветие *Aizopsis rhodocarpa* (вид сверху).

прямые или немного извилистые близ основания. Листья очередные, удлиненно-ланцетные или почти широколинейные, 2.5—4 (6.5) см дл., 0.5—0.9 (1.2) см шир., сочные, по краю неравно пильчато-зубчатые, на верхушке островатые, к основанию клиновидные. Соцветие щитковидно-зонтиковидное, многоветвистое, с более или менее горизонтальными ветвями, плотное, плоское, окруженное прицветными листьями, значительно превышающими соцветие. Чашелистики 2—2.5 мм дл., пурпурные или коричневато-пурпурные, при основании закругленные, длинно-шиловидно-оттянутые на верхушке, мясистые. Лепестки 4—6 мм дл., золотисто-желтые, эллиптически-ланцетные, заостренные на верхушке. Тычинок 10, короче лепестков, пыльники желтые; пыльцевые зерна желтые. Завязи сросшиеся при основании, яйцевидные, сжатые с боков, выпуклые с брюшной стороны, с шиловидными стилодиями, пурпурово-зеленые. Подпестичные нектарные чешуйки желтые, маленькие. Плод — гемисинкарпная пятилистовка. Зрелые листовочки около 4—5 мм дл., пурпурно-коричневые, звездчато-расходящиеся, с прямыми, шиловидными носиками около 0.5—1 мм дл., легко обламывающимися. Семена 0.8—0.9 мм дл., удлиненно-яйцевидные или эллиптические, усеченные на одном конце, темно-бурые, продольно-бороздчатые (рис. 1, 2).

Цветет летом (июль—август).

Тип: Российская Федерация, Бурятия, Закаменский р-н, хр. Малый Хамар-Дабан, правобережье р. Барун-Зэринха в окр. с. Бортой, подножие каменистой гряды, разнотравно-злаковая степь с кустарниками (*Pentaphylloides fruticosa, Betula exilis* и др.), каменисто-щебнистая почва, 22 VII 2001, В. С. Сун-ден-хо s.n. (LE! holo).

Паратипы: Российская Федерация, Бурятия: Закаменский р-н, хр. Малый Хамар-Дабан, правобережье р. Барун-Зэринха в окр. с. Бортой, склон каменистой гряды SE эксп., уклон около 50°, разнотравно-полынная степь с кустарниками (*Caragana jubata*), 12 VII 2001, В. С. Сун-ден-хо s.n. (LE!); там же, верховья р. Зеринха, за табором, 26 VII 2001, В. С. Сун-ден-хо s.n. (LE!); там же, долина р. Т-Б (?), подножие склона ЮЗ экспозиции, 17 VII 2001, В. С. Сун-ден-хо s.n. (LE!). Читинская область: 10 км восточнее с. Дульдурга, остепненный луг на надпойменной террасе. 10 VIII 2003, А. В. Галанин (VBGI); р. Нерча в 10 км выше своего устья, каменистая степь на высокой террасе коренного берега, 15 VII 2004, А. В. Галанин, А. В. Беликович (VBGI); р. Хилок в 3 км выше с. Алентуй, ильмовая роща на уступе высокого коренного берега, 9 VII 2006, А. В. Галанин, А. В. Беликович (VBGI); долина р. Блудная в 25 км к югу от г. Хилок, луг поймы, 8 VII 2006, А. В. Галанин, А. В. Беликович (VBGI); р. Менза в 4 км выше с. Шонуй, пойменный тополевник, 10 VII 2006, А. В. Галанин, А. В. Беликович (VBGI); правый берег р. Чикой в 7 км ниже с. Котуй, южный остепненный склон со скалами, 14 VII 2006, А. В. Галанин, А. В. Беликович (VBGI); р. Ингода в 19 км выше пос. Ленинский, луг под скалами на уступе коренного берега, 8 VII 2006, А. В. Галанин, А. В. Беликович (VBGI).

Родство. От близких видов отличается: от *A. aizoon* — пурпурными чашелистиками, завязями и плодами, в основном одиночными стеблями, более тонкими корневищами, от *A. kamtschatica* — жизненной формой (корневищный многолетник с однолетними побегами), в основном одиночными или малочисленными стеблями и пурпурово-зелеными завязями уже во время цветения, от *A. middendorffiana* — жизненной формой, одиночными стеблями, пурпуровыми завязями, плодами и чашелистиками.

Распространение: Хотя вид впервые найден в Южной Сибири (Южная Бурятия, хр. Малый Хамар-Дабан), он произрастает также в южной части Читинской обл. (см. выше) и северо-восточной части Монголии (Онон-Бальджинский национальный парк, р. Бальджа в 10 км ниже устья Киркуна, змеевковый харганат по гребню горы, 12 VIII 2005, А. В. Беликович (VBGI)).

Встречается в степных, лесостепных и горных районах, на сухих каменистых склонах (с уклоном до 50°) каменистых гряд и у их подножия, вдоль горных речных долин, в разнотравно-полынных и разнотравно-злаковых степных сообществах с кустарниками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безделева Т. А. Сем. *Crassulaceae* DC. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 214—235.

Борисова А. Г. Сем. *Crassulaceae* DC. // Флора СССР. М.; Л., 1939. С. 8—134.

Грубов В. И. Сем. *Crassulaceae* DC. // Определитель сосудистых растений Монголии. Л., 1982. С. 133—135.

Пешкова Г. А. Сем. *Crassulaceae* DC. // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 7. С. 152—168.

Fu K. T., Ohba H. Crassulaceae DC. // Z.-Y. Wu, P. H. Raven. (eds): Flora of China. Beijing (China): Science Press & St. Louis (US: MO): Missouri Botanical Garden Press, 2001. Vol. 8. P. 202—268.

Praeger R. L. An account of the genus *Sedum* as found in cultivation // Journal of the Royal Horticultural Society. 1921. Vol. 46. P. 1—314.

SUMMARY

Descriptions of a new species, *Aizopsis rhodocarpa* V. Byalt et Sun-Den-Kho sp. nov. (*Crassulaceae*), based on herbarium specimens collected in Zakamenskij district of the Republic of Buryatia (Malyi Chamar-Daban Ridge), Chita Region (Russia) and N. E. Mongolia is given. The species has purple sepals, carpels and fruits, single stems, short and wide lower leaves, narrow and long middle ones and wide and long upper ones, and thinner rhisomes. Combinationof these features differentiates it well from the related species, *A. aizoon*, *A. kamtschatica* and *A. middendorffiana*. The hybridogenous nature of the new species is disscused.

УДК 582.542.1 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 8

© **И. В. Енущенко, П. В. Шумкин**

НОВЫЙ ВИД РОДА *HYALOPOA* (*POACEAE*) ИЗ ВОСТОЧНОГО САЯНА

I. V. ENUSTSCHENKO, P. V. SCHUMKIN. A NEW SPECIES OF THE GENUS *HYALOPOA* (*POACEAE*) FROM THE EASTERN SAYAN MOUNTAINS

Иркутский госуниверситет, биолого-почвенный ф-т, каф. ботаники и генетики
664003 Иркутск, ул. К. Маркса, 1
E-mail: deschampsia@yandex.ru
Поступила 27.09.2007

Приводится описание нового для науки вида *Hyalopoa zarubinii* с гор Восточного Саяна.
Ключевые слова: новый вид, *Hyalopoa*, *Poaceae*, Восточный Саян.

Hyalopoa zarubinii Enustschenko et Schumkin sp. nov.

Planta perennis 45 cm alt., rhizomatibus repentibus; caules erecti, laeves, numerosi caespitulos parvos formantes; folia plana vel com plicata, 3 mm lt., glaberrima; vaginae ad 4/5 (2/3) longitudinis clausae; ligulae 3—4 mm lg., acutae. Panicula fusciduło-violaceae vel violacea, laxa, unilateralis, ovoidea vel subpyramidalis (8—9 mm lg.), ramulis laevibus binis vel solitariis; spicula ad 8 mm lg., 3—4(5)-flora; glumae inaequales, lemmatis breviores, membranaceae, laeves, acutae; gluma interior lanceolata vel oblongata, uninervia, ca. 3 mm lg., gluma superior anguste ovoidea, indistincte trinervia, 3.5—4 mm lg. Lemmata 4.5 mm lg., 5-nervia, oblonga, carinata, in dimidio inferiore plus minusve (praesertim ad carinam et nervos laterales) breviter pilosa aut subglabra, superne late scariosa, callus glaber; paleae carinis glabris et levibus. Antherae ca. 2.25(2.75) mm.

Typus: Birjatiya, Sajan Orientalis, alpes Kitoienses, latus laevus in fluxu superioremedia fl. Horlyk-Hol, in fluxu superiore fontis Ozernyi, in pratum alpinum (2400 m s. m.), declive humidum orientale, 18 VIII 2006, P. V. Schumkin (LE, isotypi — IRKU).

Affinitas. A *H. lanatiflora* (Roshev.) Tzvel s. str. lemmatis secus carinam et nervos laterales breviter pilosis aut subglabris differt.

Многолетнее растение 45 см выс. с ползучими корневищами. Стебли прямые, гладкие, многочисленные, образуют небольшие дерновинки. Листья плоские или вдоль сложенные, 3 мм шир., совсем голые; влагалища на 4/5 (2/3) длины замкнутые; язычки 3—4 мм дл., острые. Метелка буровато-фиолетовая или фиолетовая, рыхлая, однобокая, яйцевидная или пирамидальная (8—9 см дл.), с гладкими, расположенными попарно или одиночными веточками, колосок около 8 мм дл.,

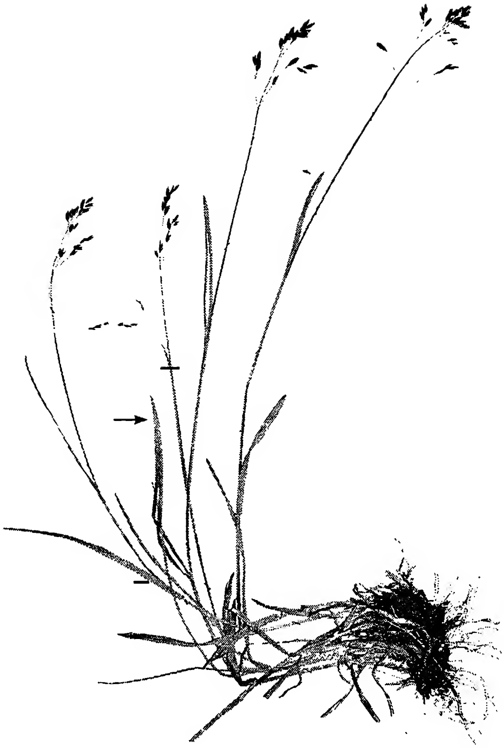


Рис. 1. Внешний вид *Hyalopoa zarubinii* Enustschenko et Schumkin (стрелкой указана длина замкнутости влагалища листа).

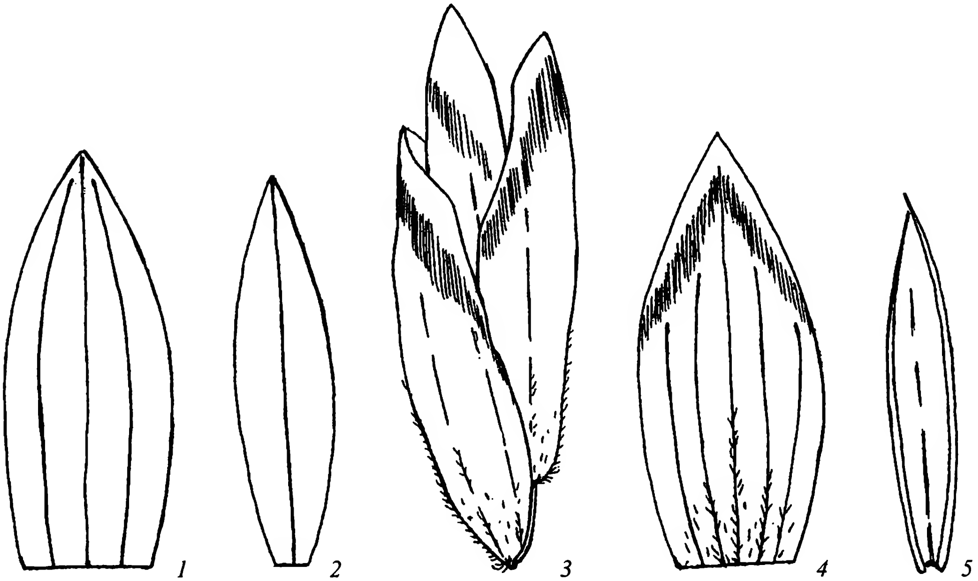


Рис. 2. *Hyalopoa zarubinii* Enustschenko et Schumkin.

1 — верхняя колосковая чешуя, *2* — нижняя колосковая чешуя, *3* — антеций, *4* — нижняя цветковая чешуя, *5* — верхняя цветковая чешуя.

3—4(5)-цветковый. Колосковые чешуи неравные, короче цветковых, перепончатые, гладкие, острые; нижняя чешуя ланцетная или продолговатая, однонервная, около 3 мм дл.; верхняя чешуя узкояйцевидная, 3,5—4 мм дл. Нижние цветковые чешуи 4.5 мм дл., 5-нервные, продолговатые, килеватые, в нижней половине более или менее коротко волосистые (преимущественно по килю и боковым жилкам) или почти голые, в верхней части широко пленчатые; каллус голый; верхние цветковые чешуи по килям голые и гладкие. Пыльники около 2.25 (2.75) мм дл.

Тип: Бурятия, Восточный Саян, Китойские гольцы, левый борт р. Горлык-Гол, в верхне-среднем течении, верховье ключа Озерного, альпийский луг на отметке 2400 м над ур. м., восточный влажный склон. 18 VIII 2006, П. В. Шумкин (LE, изотипы — IRKU).

Паратипы (paratypi): Восточный Саян, Китойские гольцы, верховья р. Борто-Гол, среднее течение правой составляющей, юго-восточный склон, альпийский луг на высоте 2300 м, 27 VI 2002, П. Шумкин; левый берег р. Горлык-Гол в среднем течении, верховья ключа Озерного — водораздел с ключом Зеленым, восточный макросклон, нивальная луговина в альпийском поясе на высоте 2380 м, 12 VIII 2005, П. Шумкин.

Родство. От *H. lanatiflora* (Roshev.) Tzvel. s. str. отличается коротко волосистыми или почти голыми по килю и боковым жилкам, нижними цветковыми чешуями.

Растение названо в честь А. М. Зарубина, исследователя флоры Байкальской Сибири.

Благодарности

Автор выражает благодарность Н. Н. Цвелёву за неоценимые помощь и поддержку.

SUMMARY

The description of a new species *Hyalopoa zarubinii* from the Eastern Sayan Mountains is given.

УДК 582.572.2

Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 8

© Г. А. Лазьков

НОВЫЙ ВИД РОДА *ALLIUM* (*ALLIACEAE*) ИЗ КИРГИЗИИ

G. A. LAZKOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *ALLIUM* (*ALLIACEAE*) FROM KIRGHIZIA

Биолого-почвенный институт НАН Кыргызстана, Лаборатория флоры (FRU)
Кыргызстан, 720071, Бишкек, пр. Чуй, 265
E-mail: glazkov1963@mail.ru

Поступила 28.03.2007

Описан новый вид *Allium bekeczalicum* Lazkov. Приводится морфологическое описание вида и его отличия от близких видов.

Ключевые слова: *Alliaceae, Allium,* новый вид, Киргизия.

Во время полевой экспедиции в июне 2005 г. проводился сбор растений на северных отрогах Ферганского хребта, в ущелье р. Бекечал. Кроме гербария были собраны луковицы *Allium* из подрода *Melanocrommyum* (Webb et Berth.) Rouy. Эти луковицы были переданы в Ботанический сад НАН КР для выращивания. На следующий год при определении выращенных растений оказалось, что они относятся к новому для науки виду, который описывается ниже.

Allium bekeczalicum Lazkov sp. nov.

Bulbus solitarius ovatus 15 mm cras., tunicis griseis chartaceis. Caules 40—60 cm alt., basi 3 mm cras., costatus ima basi vaginis foliorum involutus. Folium unicum, 25 cm lg., 1.5 cm lt., lineari-lanceolatum, planum, glabrum. Spatha scariosa, breviter rostrata umbella duplo brevior. Umbella florifera subglobosa multiflora, densa. Pedicelli 0.8—1.2 cm lg., glabri. Perigonii stellati phyla 6.5 mm lg., lineari-lanceolati, roseo-violacea nervo viridi percursa, post anthesin reflexa contorta. Filamenta perigonio aequilonga, basi econnata edentula e subovata basi subulata, interiora sesqui- duplo latiora. Ovarium multiovulatum, longe (1 mm) stipitatum, scabrum (tabl. I—III).

Typus: «Ex cultis in Horto Botanico Academiae Nationalis Scientarum Kirghisica enatis, 19 V 2006, G. A. Lazkov (E bulbus a G. A. Lazkov in Jugum Ferganicum angustiis fl. Bekeczal, 9 VI 2005 lectis)» (LE, isotypus — FRU).

Affinitas. A *A. fetisowii* Regel foliorum unicum necnon filamentae basi edentulae differt. A *A. schachimardanicum* Vved. filamentae basi econnatae edentula differt.

Луковицы единичные яйцевидные 15 мм толщ., с серыми бумажистыми оболочками. Стебли 40—60 см выс., в основании 3 мм толщ., ребристые, в основании заключены в листовое влагалище. Лист единственный, 25 см дл., 1.5 см шир., линейно-ланцетный, плоский, голый. Чехол пленчатый с коротким носиком, в 2 раза короче зонтика. Цветущий зонтик почти округлый, многоцветковый, густой. Цветоножки 0.8—1.2 см дл., голые. Звездчатые листочки околоцветника 6.5 мм дл., линейно-ланцетные, розово-фиолетовые с зеленой жилкой, после цветения скрученные и отогнутые. Тычинки равны листочкам околоцветника, в основании не сросшиеся, шиловидные с почти яйцевидным основанием, без зубцов, внутренние в полтора-два раза шире наружных. Завязь с многочисленными семяпочками, на длинной (1 мм) ножке, шероховатая.

Тип: «Ботанический сад Национальной академии наук, 19 V 2006, Г. А. Лазьков. Выращен из луковиц, собранных Г. А. Лазьковым на Ферганском хребте в ущелье реки Бекечал, 9 VI 2005» (LE, изотип — FRU).

Родство. От *A. fetisowii* Regel отличается одиночным листом и отсутствием зубчиков при основании тычинок. От *A. schachimardanicum* Vved. отличается несросшимися тычинками и отсутствием зубчиков при их основании.

Благодарности

Автор благодарен А. Н. Сенникову за перевод первоописания на латинский язык.

Исследования осуществлялись при финансовой поддержке проекта Международного научно-технического центра (МНТЦ). Грант KP-973: «Сохранение и использование гермоплазмы дикорастущей флоры Кыргызстана для решения генетико-селекционных и народнохозяйственных задач («Conservation and use of germoplazm of Kyrgyzstan's wild flora for management of generic-selection and economical tasks»).

SUMMARY

The new species *Allium bekeczalicum* Lazkov from Kyrgyzstan is described. Its morphological description and distinctions from the other related species are given.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (47) 582.683.2

© Д. А. Герман

РОД *THELLUNGIELLA* (*CRUCIFERAE*) В ЕВРОПЕ

D. A. GERMAN. THE GENUS *THELLUNGIELLA* (*CRUCIFERAE*) IN EUROPE

Алтайский государственный университет
656049 Барнаул, пр. Ленина, 61
Факс (3852) 67-09-28
E-mail: d_german@inbox.ru

Поступила 31.01.2007
Окончательный вариант получен 25.07.2007

Сообщается о новом для Европы виде *Thellungiella botschantzevii*, известном до настоящего времени только из Северного Казахстана и юга Западной Сибири. Показано отсутствие в европейской флоре азиатско-американского *T. salsuginea*, все указания которого для Европы относятся к *T. botschantzevii*. Выявлен ареал *T. botschantzevii*, приведено его точечное изображение; уточнен западный предел распространения *T. salsuginea*.

Ключевые слова: флористические находки, *Cruciferae*, *Thellungiella*, Европа.

Ревизия материалов по роду *Thellungiella* O. E. Schulz в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН и Гербарии им. Д. П. Сырейщикова Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (МГУ) позволила пересмотреть состав и уточнить распространение рода на территории Европы.

География представителей олиготипного галофильного рода *Thellungiella* до сих пор является предметом дискуссий (Герман, 2006). В течение долгого времени объем данного рода, установленного его автором, O. E. Schulz (1924), в составе двух видов (*T. salsuginea* (Pall.) O. E. Schulz и *T. halophila* (C. A. Mey.) O. E. Schulz), оставался неизменным. Именно так данный род был принят практически во всех флористических обработках второй половины XX в. В последнее десятилетие, однако, объем и границы *Thellungiella* неоднократно и существенно пересматривались главным образом за счет переноса некоторых видов из рода *Arabidopsis* (DC.) Heynh. (Al-Shehbaz, O'Kane, 1995; Дорофеев, 2002), а также описания нового вида *T. botschantzevii* D. German, близкого к *T. salsuginea* и *T. halophila* (Герман, 2002). Кроме того, на основании данных молекулярно-генетических исследований название *Thellungiella* было отнесено в синонимы к *Eutrema* R. Br. (Al-Shehbaz, Warwick, 2005; Warwick et al., 2006). В результате понимание рода *Thellungiella* в последних сводках чрезвычайно различается (см., например, Atlas.., 1994; Дорофеев, 1998, 2006). Поскольку далеко не все отмеченные изменения в систематике рода бесспорны и проблемы таксономии *Thellungiella* не являются предметом настоящего исследования, в данном сообщении, как и в большинстве соответствующих флористических сводок, принято традиционное понимание рода в смысле O. E. Schulz (1924), т. е. без учета видов, перенесенных в последние годы в его состав из *Arabidopsis*. Согласно такому пониманию, род *Thellungiella* в Европе представлен единственным видом — *T. salsuginea* (Ball, 1964, 1993; Котов, 1979; Atlas.., 1994).

Долгое время у специалистов не было единого мнения по поводу произрастания *T. salsuginea* в Европе; история развития взглядов по данному вопросу в связи с предметом настоящего сообщения заслуживает специального рассмотрения. Впервые для Европы данный вид был приведен, видимо, Й. Вирценом (Wirzen, 1839) под названием *Turritis salsuginosa* DC. из окрестностей Казани. С. И. Коржинский (1892) усомнился в правильности этого указания и для обширной территории, которую охватывает его работа «Флора востока Европейской России», привел по сбору Ю. К. Шелля единственное местонахождение вида (как *Sisymbrium salsugineum* Pall.) — станица Георгиевская Верхнеуральского уезда Оренбургской губернии. По-видимому, основываясь на этих же данных, Б. А. Федченко и А. Ф. Флеров (1910) привели вид (под именем *Stenophragma salsugineum* (Pall.) Prantl) для востока «Флоры Европейской России» (без конкретных местонахождений). Следует отметить, что место сбора Шелля к Европе не относится (ныне это территория Казахстана в пределах северо-западной части Кустанайской обл. близ границы с Челябинской обл. России).

Следующие указания *T. salsuginea* для Европы («На заливных солонцеватых лугах р. Ильиновки и в пойме р. Идоли близ фермы Николаевского городка (Чернов)») даны Ю. Н. Вороновым (1931 : 395) во «Флоре юго-востока европейской части СССР». При этом автор в примечании упомянул о наличии прежних указаний Вирцена и Коржинского (выходящих за пределы «Флоры юго-востока...»), а также отметил, что экземпляр Чернова ему видеть не довелось. Начиная с 1933 г. *T. salsuginea* упоминается в классической «Флоре...» П. Ф. Маевского, причем данные о распространении вида в различных изданиях довольно заметно различаются. Так, в 6-м издании (Федченко, 1933 : 375) указано единственное местонахождение вида (как *Stenophragma salsugineum*) — «Саратовск. у. по реке Ильинке (М. Г. Попов и Проскоряков)». Очевидно, это местонахождение соответствует приведенному у Воронова «р. Ильиновка»; обнаружить этот сбор, как и упомянутый Вороновым образец Чернова, автору настоящего сообщения не удалось, однако наличие достоверных сборов (см. ниже), сделанных в непосредственной близи от указанных пунктов, является доводом в пользу правильности этих указаний. В следующем, 7-м издании «Флоры...» (Иконников-Галицкий, 1941 : 402) ни одного конкретного местонахождения *T. salsuginea* не дается, и вид приводится лишь на случай возможного нахождения в пределах рассмотренной территории: «Может быть найдена в Сталинград. [обл.]. Ближайшее местонахождение — Валуйки, Новоузенск. р-на за Волгой (Богдан)». В последующих изданиях, где область «Флоры» была несколько расширена за счет включения Волгоградской обл. в правобережье Волги в полном объеме (Васильченко, 1954, 1964), *T. salsuginea* указывается как редкое растение для Саратовской и Волгоградской (Сталинградской) областей. Для последнего издания данной сводки, из которого Волгоградская обл. и левобережье Средней и Нижней Волги были исключены, В. И. Дорофеев (1998, 2006) указывает вид для Саратовской обл. Вместе с тем вплоть до середины XX в. в целом ряде источников, включая и основные флористические сводки, род *Thellungiella* для Европы показан не был. Например, во «Флоре Сибири и Дальнего Востока» и «Флоре СССР» (Буш, 1926, 1939) род в целом, и в частности *T. salsuginea*, характеризуется исключительно азиатским распространением. Отсутствует род *Thellungiella* и в «Определителе высших растений европейской части СССР» (Станков, Талиев, 1949), и в некоторых других, более ранних, источниках.

Таким образом, произрастание представителя рода *Thellungiella* в Европе перестало быть предметом разногласий и было установлено окончательно лишь к середине XX в.; впоследствии его распространение в регионе уточнялось. Так, в соответствии с данными последних изданий сводки П. Ф. Маевского (Васильченко, 1964; Дорофеев, 2006) и в дополнение к ним во «Флоре европейской части СССР» (Котов, 1979) *T. salsuginea* приводится для Заволжского и Нижне-Волжского флористических районов, относящихся к «востоку» «Флоры». Несколько более подробно распространение вида охарактеризовано в последней обобщающей работе по крестоцветным европейской части России (Дорофеев, 2002 : 111): «Заволж., Нижн.-Волж. (Волгоградская, Оренбургская и Саратовская области)».

Как показало изучение фондов двух главных гербариев России, сборы «*T. salsuginea*» из Европы очень немногочисленны, однако и этих материалов достаточно для внесения некоторых корректив в информацию о распространении в регионе вида, указывавшегося под этим названием. Ниже процитированы все образцы, определенные как «*T. salsuginea*», хранящиеся в европейских секторах Гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова и Московского госуниверситета (в гербарии Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина материалов по роду *Thellungiella* из Европы обнаружено не было):

[Волгоградская обл.]: Самарская губ. Новоузенский уезд, Валуйки. На солонцах вместе с *Statice suffruticosa, Obione verrucifera.* 14 V 1895. В. Богдан; там же, Саратовский уезд. Ст. Курдюм. Солонцеватые луга в пойме р. Курдюма. 23 V 1919. А. И. Введенский; *Sisymb. salsugineum.* In deserti kirgisici versus Orenburg cum *S. toxophyllo.* (Herb. Meyer); Оренбургская обл., Беляевский р-н, 40 км юго-восточнее с. Беляевка, Кзыл-Адырское карстовое поле. 22 V 2003. М. С. Князев. — (LE); Саратовская губ. [Аткарский уезд]. Солонцеватые луга в дол. р. Веселовки близ д. Дубовой Ивановки. Петров (sub nom. *Sisymbrium toxophyllum* (Bieb.) C. A. Mey.); Башкирия. На солончаках около д. Мамбетово, Хайбуллинский р-н. 3 VI [19]53 г. (sub nom. *Arabidopsis toxophylla* (Bieb.) N. Busch) — (MW).

Все процитированные образцы (за исключением экземпляра, происходящего из коллекции К. А. Мейера, прокомментированного ниже) характеризуются следующими морфологическими особенностями: стеблевые листья большей частью узкояйцевидно-ланцетные, стручки 0.5—0.7 мм шир., семена строго однорядные, расположенные неплотно, в числе 16—20 в гнезде. Эти признаки свойственны описанному недавно из Западной Сибири *T. botschantzevii* (Герман, 2002), оказавшемуся достаточно широко распространенным также в Северном Казахстане (Герман, 2006). Указанные признаки надежно отличают этот вид от *T. salsuginea*, которому свойственны более широкие (в основном яйцевидные или продолговато-яйцевидные) стеблевые листья, стручки 0.8—1.1 мм шир., полудвурядные или двурядные, гораздо более многочисленные (более 30 в гнезде), плотно расположенные семена (Герман, 2002). Следовательно, обсуждаемые образцы «*T. salsuginea*» представляют собой *T. botschantzevii*, который является, таким образом, новинкой европейской флоры. Номенклатурную цитату приводим ниже.

Thellungiella botschantzevii D. German, 2002, Turczaninowia, 5, 2 : 36. — *Eutrema botschantzevii* (D. German) Al-Shehbaz et Warwick, 2005, Harvard Pap. Bot., 10, 2 : 132. — *T. salsuginea* auct. non (Pall.) O. E. Schulz: Воронов, 1931, Фл. юго-вост. европ. части СССР, 5 : 395; Иконников-Галицкий, 1941, в Маевский, Фл. средн. полосы европ. части СССР, изд. 7 : 402; Васильченко, 1954, в Маевский, Фл. средн. полосы европ. части СССР, изд. 8 : 338; он же, в Маевский, 1964, Фл. средн. полосы европ. части СССР, изд. 9 : 331; Ball, 1964, Fl. Eur. 1 : 268; Котов, 1979, Фл. европ.

части СССР, 4 : 144; Ball, 1993, Fl. Eur. 1, ed. 2 : 323; Дорофеев, 2002, Turczaninowia, 5, 3 : 111; он же, 2006, в Маевский, Фл. средн. полосы европ. части России, изд. 10 : 262. — *Sisymbrium salsugineum* auct. non Pall.: Коржинский, 1892, Фл. востока Европ. России, 1 : 198. — *Stenophragma salsugineum* auct. non (Pall.) Prantl: Федченко, Флеров, 1910, Фл. Европ. России : 479; Федченко, 1933, в Маевский, Фл. «Средн. России», изд. 6 : 375. — *Arabidopsis salsuginea* auct. non (Pall.) N. Busch: Дорофеев, 1998, Turczaninowia, 1, 3 : 23.

Описан из Западной Сибири. Тип: «Новосибирская область, Доволенский р-н, окр. с. Старогорностали, правый берег р. Чулым, 54°38′ с. ш., 79°06′ в. д., разнотравно-злаковая степь. 16 VI 1993 г. Д. Н. Шауло, В. М. Ханминчун, О. Н. Снытко» (NS!, изотип — ALTB!).

Выявленное распространение *T. botschantzevii* в пределах Европы требует некоторых комментариев. Так, по сравнению с прежними данными по европейской «*T. salsuginea*» информация об ареале *T. botschantzevii* в регионе расширяется за счет обнаружения вида в Башкирии, Местонахождения в окрестностях Курдюма и Дубовой Ивановки, расположенные в правобережье Волги, относятся к Волжско-Донскому району «Флоры европейской части СССР» (ныне «Флора Восточной Европы») и представляют собой западный предел распространения вида. К этому же району относятся и оба местонахождения, приводимые Вороновым (долина рек Ильиновки и Идоли), а также указание вида для Саратовской обл. в обработке семейства для нового издания определителя Маевского (Дорофеев, 1998, 2006) (в первом варианте — как *Arabidopsis salsuginea* (Pall.) N. Busch). Таким образом, по сравнению с последними сводками по флоре Восточной Европы (Котов, 1979; Дорофеев, 2002), где *T. salsuginea* приводится только для «востока» «Флоры», область распространения *T. botschantzevii* должна быть дополнена «центром», к которому относится Волжско-Донской район.

Несомненно, к территории Восточной Европы относится еще один образец *T. botschantzevii* из коллекции В. Я. Цингера, говорить о точном месте сбора которого можно лишь с определенной долей вероятности, так как на гербарном листе имеется три этикетки: «№ 108. Саратовская губ. и у[езд]. [18]83 г. Г. Смирнова»; «№ 108. *Sisymbrium toxophyllum* C. A. Mey. Сарепта»; «№ 108. *Sisymbrium toxophyllum* C. A. Mey. Саратовская губ., Аткарский у. Луга по р. Терси близ с. Берёзовки. 17 VI 1884» (sub nom. *Arabidopsis toxophylla*, два из трех растений на листе соответствуют определению) — (MW). По всей видимости, к экземпляру *T. botschantzevii* относится первая (что наиболее вероятно) или третья этикетка; в любом случае очевидно, что и этот сбор был осуществлен в правобережье Волги, т. е. в пределах юго-восточной части «центра» «Флоры Восточной Европы».

Следует также отметить, что видовая принадлежность одного из цитированных выше образцов не может быть установлена с полной уверенностью — это экземпляр, происходящий из коллекции Мейера (этикетка написана его рукой), представленный единственным чахлым растением, находящимся в самом начале цветения. Габитуально он, с наибольшей вероятностью, может быть отнесен к *T. salsuginea*, однако даже этот факт не является препятствием для исключения данного вида из флоры Европы. Текст этикетки («Киргизские степи за Оренбургом»), несомненно, указывает на то, что растение было собрано за р. Урал (в левобережье), т. е. на территории Азии. Скорее всего, этот сбор вообще не имеет отношения к Оренбургской обл., и был произведен значительно юго-восточнее, на территории Казахстана. Наиболее вероятно, что он принадлежит Г. С. Карелину, в 1831 г. отправившемуся из Оренбурга «в командировку для изучения северо-восточной части Киргизской степи» (Липский, 1903 : 264). Единственный виденный мной образец

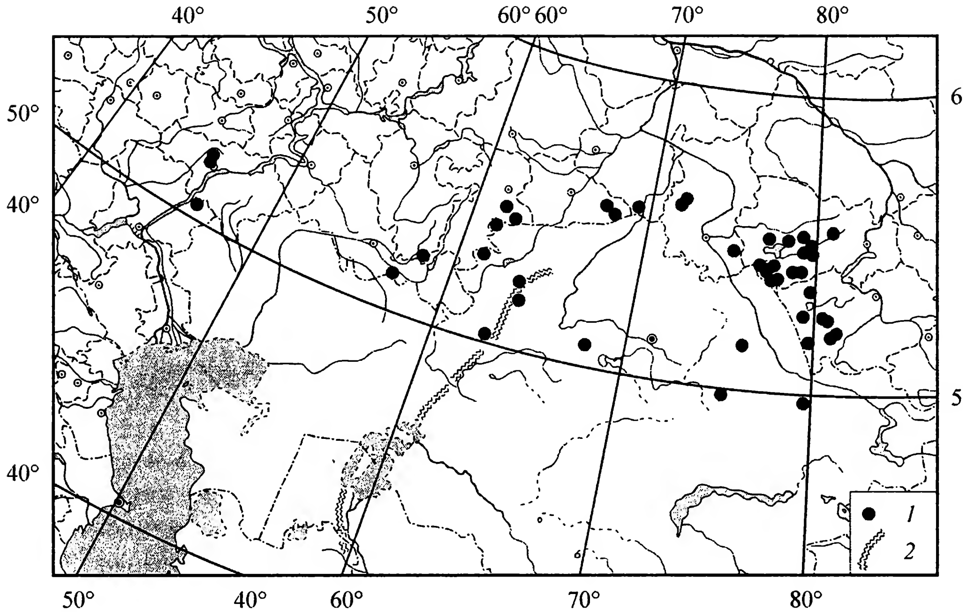
Thellungiella, собранный из Оренбургской обл., — это сбор Князева, однозначно принадлежащий к *T. botschantzevii*, и он тоже произведен на азиатской территории. Тем не менее у автора нет никаких оснований не доверять указаниям «*T. salsuginea*» (т. е. *T. botschantzevii*) и для европейской части Оренбургской обл. (Дорофеев, 2002).

Необходимо также сказать, что спустя полтора века после первого (не подтвержденного и почти наверняка ошибочного) указания *T. salsuginea* Вирценом для Казани вид был снова приведен для Татарстана по единственному нахождению в окрестностях с. Русские Кищаки Буинского р-на (Иванова и др., 1972). По всей видимости, и это указание (которое в случае подтверждения относилось бы к *T. botschantzevii*), повторенное затем и в последующих сводках по Татарстану (Иванова, 1979; Бакин и др., 2000), следует считать ошибочным по ряду причин. Во-первых, характер указанного местонахождения («в посевах») совершенно не соответствует экологии вида, предпочитающего тяжелые почвы и являющегося облигатно галофильным. Во-вторых, данный сбор не был обнаружен автором настоящего сообщения среди материалов по роду *Thellungiella* в Гербарии БИН, куда он мог быть передан на хранение в связи с обнародованием находки в издании «Новости систематики высших растений». Не был найден этот сбор и в Казани зав. кафедрой ботаники Алтайского государственного университета Т. А. Терёхиной, специально просмотревшей по нашей просьбе материалы гербария Казанского государственного университета, но ею был обнаружен другой (единственный) сбор «*T. salsuginea*». Цифровое изображение данного образца: «Татарская АССР, Чистопольский р-н, д. Гарь, степной склон (склон Коржинского). 27 VI 1978. Собр. и опр. Казакова» не оставляет сомнения в том, что это — собранный в начале цветения экземпляр сорного вида *Conringia orientalis* (L.) Dumort. Таким образом, нахождение какого-либо из представителей рода *Thellungiella* в Татарстане пока не подтверждается.

Помимо Европы, *T. botschantzevii* впервые приводится здесь и для Зауралья: «Челябинская обл., Нижне-Увельский р-н, по берегу оз. Мышайкуль. 15 VI 1959. К. Г. Малютин [indet.]»; «Южное Зауралье. Челябинская обл. 30 км на юго-восток от г. Троицк. 16 V 1968. Ю. Алексеев (sub nom. *Conringia orientalis*)» — (MW). К этому же региону относится и упомянутый ранее сбор Шелля из станицы Георгиевской.

С учетом приведенных новых данных о распространении *T. botschantzevii* можно впервые очертить ареал вида (см. рисунок) и охарактеризовать его как заволжско-североказахстанско-западносибирский. На западе он ограничивается средним течением Волги, где вид лишь едва выходит в правобережье на широте Саратова, а на востоке *T. botschantzevii* не идет дальше Барабинской и Кулундинской низменностей; в меридиональном направлении ареал вида в общем ограничен распространением степной и лесостепной растительности. *T. botschantzevii* — единственный вид рода, встречающийся на юго-востоке Европы, в Зауралье, большинстве равнинных регионов юга Западной Сибири (Курганская, Тюменская и Омская области) и ряде пограничных с Россией участков Северного Казахстана. Вместе с тем на обширной территории, включающей прежде всего Казахский мелкосопочник и расположенные к западу и северо-востоку от него низменности (Тургайская, Северо-Казахская, Кулундинская, крайний юг Барабинской), *T. botschantzevii* произрастает симпатрично с близким видом *T. salsuginea*, а в мелкосопочнике и на Северо-Казахской равнине — еще и с эндемичным *T. halophila*.

В связи с установлением факта отсутствия азиатско-североамериканского *T. salsuginea* во флоре Европы несомненный интерес представляет уточнение за-



Ареал *Thellungiella botschantzevii* и западная граница распространения *T. salsuginea.*
1 — распространение *T. botschantzevii*, *2* — западная граница ареала *T. salsuginea.*

падной границы распространения этого вида. Судя по материалам LE и MW, ареал *T. salsuginea* ограничен на западе низовьями Амударьи, Приаральем и Тургайской ложбиной (см. рисунок). Ниже перечислены наиболее западные местонахождения этого вида:

Аму-Дарьинский отдел. В 2 верстах к западу от оз. Аще-Куль. № 32. 1914. Н. И. Смирнов; Аму-Дарьинский отдел Сыр-Дарьинской обл. Большой тугай к вост. от г. Кран-Тау. 14 IV 1915. № 15. И. М. Крашенинников; там же, № 37, № 54, он же; там же, к сев. от г. Кран-Тау, 16 IV 1915. № 60а, он же; Каракалпакия. Г. Султан-Уиз-Даг. Западный склон, около кладбища Шанка-Джалил-Баба. 3 V 1972. № 39. Б. Шербаев; Тургайская обл. и уезд, 2-я Наурзумская волость. Озерки сев. части оз. Аќ-Суат. Топкие илистые солонцы береговой полосы. 11 VIII 1908. № 1000. И. М. Крашенинников; Наурзумский госзаповедник (Казахская ССР, Актюбинская область). К югу от [?] Ешиблак, склон к ручью. 4 V 1935. С. Левицкий (LE); там же, западный участок к сев. от оз. Шобанкуль, глинистая каменистая степь. 12 VI 1935. А. Демидова; там же, на дне сора в 2 км к зап. от леса Сыпсын-агач. 27 V 1936. № 402. Н. Бомхавитина (MW).

Северо-западная граница ареала *T. salsuginea* требует дальнейшего уточнения с привлечением материалов локальных гербариев, но, по всей видимости, данный вид не проникает на север от Казахского мелкосопочника. Судя по материалам гербариев LE, MW, TK, NS, NSK и ALTB, в Азиатской России этот вид отсутствует во всех регионах, граничащих с Казахстаном на севере, а наиболее западные местонахождения зафиксированы в Новосибирской обл. и в Алтайском крае. При этом в Новосибирской обл. *T. salsuginea* гораздо более редок, чем *T. botschantzevii*, и произрастает только на крайнем юго-западе, на границе Барабы и Кулунды, тогда как в Алтайском крае (в пределах Кулундинской низменности) оба вида одинаково обычны.

Юго-западный предел распространения *T. salsuginea* также пока в деталях не выявлен; существуют сборы вида из Прибалхашья, а также из Северного Тянь-Шаня (Казахстан, Алма-Атинская обл., Кегенский р-н, сел. Сарыджаз и Кумурчи, солонец близ Кызыл-Булака. 14 VII 1934. Б. К. Шишкин (LE, sub. nom. *Erysimum* sp.); Дол. р. Сарыджаз, вблизи р. Кегень. 30 V 1935. С. Ю. Липшиц — (MW)). По всей видимости, есть *T. salsuginea* и в Бетпак-Дале, хотя единственный известный мне сбор «*T. salsuginea*» из этого р-на (пустыня Бетпак-Дала, ур. Кок-Ашик, на солончаках. 7 июня 1940 г. Н. Рубцов — AA) относится к *Arabidopsis parvula* (Schrenk) O. E. Schulz (Герман, 2003). Далее на восток (на территории Сибири, Монголии и Китая) широтный диапазон распространения вида заметно расширяется, где и располагается основная часть ареала *T. salsuginea* — единственного представителя рода *Thellungiella*, встречающегося восточнее 82° в. д.

В заключение прокомментируем высказанное ранее предположение (Герман, 2002, 2006) о вероятном произрастании *T. botschantzevii* в Западном Китае (Синьцзян-Уйгурский автономный р-н), где этот вид, возможно, указывается под именем *T. halophila*. Это предположение основывалось на анализе диагноза *T. halophila* во «Flora of China» (Zhou et al., 2001), в большей степени соответствующего *T. botschantzevii*, а также ареала *T. halophila*, достоверно известного только из Казахстана (Герман, 2006). Однако представленные здесь уточненные данные по распространению *T. botschantzevii* показывают, что и этот вид в Китай не проникает, а указания *T. halophila* для Китая относятся, следовательно, к субтильным образцам обычного во многих районах Китая *T. salsuginea*. Этот вывод подтверждает и проведенный автором сообщения анализ материалов некоторых гербариев г. Урумчи (XJA, XJBI), где под названием *T. halophila* хранятся либо образцы *T. salsuginea*, либо представители других родов. Таким образом, практически несомненно, что из трех видов рода в Китае встречается лишь *T. salsuginea*, и здесь проходит южная граница ареала этого вида (и рода) в Азии.

Благодарности

Выражаю признательность кураторам и сотрудникам всех упомянутых гербариев и соответствующих их подразделений; отдельная благодарность Т. В. Егоровой и Р. В. Камелину (БИН РАН) за ценные замечания, а также С. А. Баландину (МГУ), А. Л. Эбелю (Томский государственный университет), И. М. Красноборову, Д. Н. Шауло (Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН), Т. А. Терёхиной и Е. А. Давыдову (Алтайский государственный университет) за техническую помощь.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бакин О. В., Рогов Т. В., Ситников А. П. Сосудистые растения Татарстана. Казань, 2000. 496 с.

Васильченко И. Т. Cruciferae — Крестоцветные // П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части СССР. Изд. 8 / Под ред. Б. К. Шишкина. М.; Л., 1954. С. 328—363.

Васильченко И. Т. Cruciferae (*Brassicaceae*) — Крестоцветные // П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части СССР. Изд. 9 / Под ред. Б. К. Шишкина. Л., 1964. С. 321—354.

Воронов Ю. Н. Cruciferae Juss. // Флора юго-востока европейской части СССР / Под ред. Б. А. Федченко. М.; Л., 1931. Вып. 5. *Berberidaceae* — *Cornaceae* (Тр. Бот. сада АН СССР. Т. 18, вып. 2). С. 373—463.

Герман Д. А. О роде *Thellungiella* O. E. Schulz (*Cruciferae*) // Turczaninowia. 2002. Вып. 5. № 2. С. 32—41.

Герман Д. А. Заметки по видовому составу и распространению крестоцветных Восточного Казахстана // Изучение растительного мира Казахстана и его охрана / Матер. II Междунар. молодежн. ботан. конф., посвящ. памяти М. С. Байтенова (Алматы, 8—10 апреля 2003 г.). Алматы, 2003. С. 30—36.

Герман Д. А. Дополнение к семейству *Cruciferae* флоры Казахстана // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 8. С. 1198—1211.

Дорофеев В. И. Семейство крестоцветные — *Cruciferae* (*Brassicaceae*) средней полосы европейской части Российской Федерации // Turczaninowia. 1998. Вып. 1. № 3. С. 5—91.

Дорофеев В. И. Крестоцветные (*Cruciferae* Juss.) Европейской России // Turczaninowia. 2002. Вып. 5. № 3. С. 5—114.

Дорофеев В. И. Cruciferae B. Juss., nom. altern. (*Brassicaceae* Burnett) — Крестоцветные // П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части России. Изд. 10. М., 2006. С. 256—283.

Иванова Р. Г. Cruciferae (*Brassicaceae*) — Крестоцветные // Определитель растений Татарской АССР / Под ред. М. В. Маркова. Казань, 1979. С. 162—180.

Иванова Р. Г., Смирнов А. Г., Туганаев В. В. Флористические находки в Татарской АССР // Новости систематики высших растений. Л., 1972. Т. 9. С. 299—300.

Иконников-Галицкий Н. П. Cruciferae — Крестоцветные // П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части СССР. Изд. 7 / Под ред. В. Л. Комарова. М.; Л., 1941. С. 378—410.

Коржинский С. И. Флора востока Европейской России в ее систематических и географических отношениях. Томск, 1892. Т. 1. 227 с.

Котов М. И. Brassicaceae (*Cruciferae*) — Крестоцветные // Флора европейской части СССР / Под ред. Ю. Д. Гусева. Л., 1979. Т. 4. С. 30—148.

Липский В. И. Флора Средней Азии, т. е. Русского Туркестана и ханств Бухары и Хивы. Ч. 2. История ботанического исследования Средней Азии. СПб., 1903. С. 249—337.

Станков С. С., Талиев В. И. Определитель высших растений европейской части СССР. М., 1949. 1151 с.

Федченко Б. А. Cruciferae — Крестоцветные // П. Ф. Маевский. Флора «Средней России». Изд. 6 / Под ред. Б. А. Федченко. М.; Л., 1933. С. 354—382.

Федченко Б. А., Флеров А. Ф. Флора Европейской России. СПб., 1910. 1204 с.

Al-Shehbaz I. A., O'Kane S. L. Placement of *Arabidopsis parvula* in *Thellungiella* (*Brassicaceae*) // Novon. 1995. Vol. 5. N 4. P. 309—310.

Al-Shehbaz I. A., Warwick S. I. A synopsis of *Eutrema* (*Brassicaceae*) // Harvard Pap. Bot. 2005. Vol. 10. N 2. P. 129—135.

Atlas Florae Europaeae: distribution of vascular plants in Europe / Ed. by J. Jalas, J. Souminen. Helsinki, 1994. Vol. 10. *Cruciferae* (Sisymbrium to Aubrieta). 224 p.

Ball P. W. Thellungiella O. E. Schulz // Flora Europaea. Ed. 1 / Ed. by T. G. Tutin, V. H. Heywood, N. A. Burges et al. Cambridge, 1964. Vol. 1. P. 268.

Ball P. W. Thellungiella O. E. Schulz // Flora Europaea. Ed. 2 / Ed. by T. G. Tutin, N. A. Burges, A. O. Chater et al. Cambridge, 1993. Vol. 1. P. 323.

Schulz O. E. Cruciferae—Sisymbrieae // Engler A. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1924. Hf. 86. (IV—105). S. 1—388.

Warwick S. I., Al-Shehbaz I. A., Sauder C. A. Phylogenetic position of *Arabis arenicola* and generic limits of *Aphragmus* and *Eutrema* (*Brassicaceae*) based on sequences of nuclear ribosomal DNA // Canad. J. Bot. 2006. Vol. 84. P. 269—281.

Wirzen J. E. A. De geographica Plantarum per partem provinciae Casanensis distributione. Helsingforsiae, 1839. 129 p.

Zhou Taiyan, Lu Lianli, Yang Guang, Ihsan A. Al-Shehbaz. Brassicaceae (*Cruciferae*) // Flora of China. Vol. 8 (*Brassicaceae* through *Saxifragaceae*) / Wu Zhengyi a. Peter H. Raven (eds). 2001. Beijing; St. Louis. P. 1—193.

SUMMARY

Thellungiella botschantzevii D. German known so far from North Kazakhstan and South-West Siberia is reported for Europe for the the first time. Previous reports of Asian-American *T. salsuginea* (Pall.) O. E. Schulz from Europe belong to *T. botschantzevii*. General distribution of *T. botschantzevii* is characterized and mapped; western limit of distribution of *T. salsuginea* is outlined.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.55

© Ю. В. Шнер, М. Г. Пименов, Т. А. Остроумова,
Е. В. Клюйков, Т. В. Алексеева

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ЗОНТИЧНЫХ (*UMBELLIFERAE*) РАЗНЫХ РАЙОНОВ РОССИИ

Ju. V. SHNER, M. G. PIMENOV, T. A. OSTROUMOVA, E. V. KLJUYKOV, T. V. ALEXEEVA. CHROMOSOME NUMBERS OF THE *UMBELLIFERAE* OF VARIOUS REGIONS OF RUSSIA

Ботанический сад Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова
119992 Москва, Воробьевы горы
E-mail: mgpimenov@mail.ru

Поступила 14.11.2007

Исследованы хромосомные числа 20 видов *Umbelliferae*, относящихся к 16 родам, на материале из различных регионов России. Для двух видов (*Kadenia salina* и *Ferula nuda*) число хромосом определено впервые. Для *Seseli ledebourii* определенное нами число отличается от известных в литературе.

Ключевые слова: хромосомные числа, *Umbelliferae*.

В 2003—2006 гг. во время экспедиционных поездок в Бурятию, Волгоградскую, Астраханскую и Ростовскую области, Калмыкию (М. Г. Пименов), Алтайский край (Т. А. Остроумова) и Карачаево-Черкессию (Е. В. Клюйков) были зафиксированы бутоны для определения чисел хромосом в мейозе и собраны плоды для последующего определения чисел в митозе 20 видов *Umbelliferae* из 16 родов.

Полученные числа сравнивались с данными, суммированными ранее для семейства (Pimenov et al., 2003), и последующими дополнениями, хранящимися в специальной базе данных CARUM Ботанического сада Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (МГУ). Для двух видов (*Kadenia salina* и *Ferula nuda*) число хромосом определено впервые. Для *Seseli ledebourii* определенное нами число отличается от известных в литературе.

Гербарные образцы изученных растений хранятся в Гербарии МГУ (MW), плоды — в карпологической коллекции Ботанического сада МГУ.

Agasyllis latifolia (M. Bieb.) Boiss., **2n = 22.** Россия, Карачаево-Черкессия, Тебердинский заповедник, М. Хатипара, 43°26′N, 41°42′E, 31 VII 2005. № 16. Е. В. Клюйков, У. А. Украинская.

Второе определение хромосомного числа для вида. Ранее 2n = 22 было определено для растений из Дагестана (Pimenov, Vasil’eva, 1983).

Angelica decurrens (Ledeb.) B. Fedtsch., **2n=22.** Россия, Бурятия, Баргузинский р-н, п-ов Св. Нос, 53°34′N, 108°54′E. 26 VIII 2003. Без номера. М. Г. Пименов.

Известно не менее 9 определений чисел хромосом этого вида из Хакассии, Якутии, Красноярского края, Тувы, Новосибирской обл. и Казахстана; во всех случаях 2n = 22 (см.: Pimenov et al., 2003). Морфометрические данные кариотипа сообщаются для одной популяции из Казахстана (Vasilieva, Pimenov, 1991).

Astrodaucus littoralis (M. Bieb.) Drude, **2n = 20.** Россия, Ростовская обл., Недвиговский р-н, Морской Чулак, берег Азовского моря, 47°22′N, 39°18′E, 17 VIII 2006. № 4. М. Г. Пименов.

Наше определение соответствует единственному числу для этого вида (n=10), опубликованному ранее (Constance et al., 1976) на основании растений, культивируемых в ботаническом саду. Наше определение основано на природном материале. Число 2n= 20 типично для рода *Astrodaucus.*

Aulacospermum anomalum ((Ledeb.) Ledeb., **2n=18.** Алтайский край, Чарышский р-н, Усть-Чагырка, 51°26′ N, 83°09′ E. 24 VIII 2003. Без номера. Т. А. Остроумова.

Известно не менее 10 определений чисел хромосом для этого вида, причем ранние определения — 2n = 16 (Малахова, 1971; Красноборов, 1976) — видимо, ошибочны. Более поздние данные (7 определений) показывают для *A. anomalum* типичное и для других видов *Aulacospermum* число 2n = 18 (или n = 9) (см.: Pimenov et al., 2003).

Carum buriaticum Turcz. **2n = 22.** Бурятия, Ново-Селенгинский р-н, пер. Убиенных, 51°12′N, 106°32′E. 22 VIII 2003. Без номера. М. Г. Пименов.

Вид был исследован до сих пор в кариологическом отношении лишь дважды, причем как на Алтае (Ростовцева, 1976), так и в Китае (Chin et al., 1989) он имеет n = 11.

Carum meifolium (M. Bieb.) Boiss., **2n=20.** Карачаево-Черкессия, Тебердинский заповедник, верховье Улу-Муруджу, 43°20′N, 41°41′E. 05 VIII 2005. Без номера. Е. В. Клюйков, У. А. Украинская.

Числа хромосом до сих пор были изучены для этого вида дважды — по материалу из Грузии (Daushkevich et al., 1991) и Турции (Pimenov et al., 1996); результаты соответствуют нашему новому определению, сделанному впервые с территории России.

Chamaesciadium acaule (M. Bieb.) Boiss., **2n = 22.** Карачаево-Черкессия, Тебердинский заповедник, М. Хатипара, 43°26′N, 41°42′E. 31.07.2005. № 18. Е. В. Клюйков, У. А. Украинская.

Второе определение хромосомного числа для вида. Ранее то же число 2n = 22 было определено для растений из Дагестана (Васильева и др., 1981).

Cnidiocarpa physospermifolia (Albov) Pimenov, **2n = 22.** Карачаево-Черкессия, Тебердинский заповедник, Бадукские озера, 43°22′N, 41°38′E. 07 VIII 2005. № 31. Е. В. Клюйков, У. А. Украинская.

Определенное нами число соответствует трем ранним определениям для этого вида (под названием *Ligusticum physospermifolium* Albov) (Гагнидзе и Чхеидзе, 1974; Васильева и др., 1981; Daushkevich et al., 1991).

Eriosynaphe longifolia (Fisch. ex Spreng.) DC., **n = 11.** Россия, Волгоградская обл., Городищевский р-н, шоссе Волгоград—Калач, в 3 км восточнее пос. Н. Рогачик, степь, 48°40′N, 43°29′E. 04 VI 2005. № 3. М. Г. Пименов, И. А. Шанцер.

Число хромосом для этого вида (n = 11) было известно до сих пор по старому определению из культуры (Gardé, Malheiros-Gardé, 1949; под названием *Ferula longifolia*). Новое определение сделано по природному, вполне бесспорному материалу из естественного ареала вида.

Ferula caspica M. Bieb., **n=11.** Волгоградская обл., Городищевский р-н, шоссе Волгоград—Калач, в 3 км восточнее пос. Н. Рогачик, степь, 48°40′N, 43°29′E. 04 VI 2005. № 1. М. Г. Пименов, И. А. Шанцер.

Ранее был изучен материал из Калмыкии (Васильева и др., 1981; 2n = 22), для которого затем (Соловьева и др., 1982) было проведено морфометрическое изучение кариотипа.

Ferula nuda Spreng., **2n=22**. Астраханская обл., Баскунчакский р-н, Богдо-Баскунчакский заповедник, подножие горы Богдо, 48°09′N, 46°49′E, 09 VI 2005. № 43. М. Г. Пименов, И. А. Шанцер.

Первое определение числа хромосом для вида показало результат, вполне согласующийся с практически инвариантным в пределах крупного полиморфного рода *Ferula* числом 2n = 22.

Heracleum asperum (Hoffm.) M. Bieb., **2n=22.** Карачаево-Черкессия, Тебердинский заповедник, Домбай, 43°20′N, 41°49′E. 10 VIII 2005. Без номера. Е. В. Клюйков, У. А. Украинская.

Ранее числа хромосом (всегда 2n=22) определялись для растений из ботанического сада (Жукова, 1967; Ростовцева, 1979), Ставропольского края (Ростовцева, 1979) и Грузии (Гагнидзе и др., 1985).

Kadenia salina (Turcz.) Lavrova et V. N. Tikhom. **2n=22.** (Бурятия, Ново-Селенгинский р-н, дорога на Ташир, засоленный луг в пойме Темника, 50°49′N, 106°11′E. 28 VIII 2003. № 27. М. Г. Пименов.

Первое определение числа хромосом для вида. Это число соответствует числу для близкого вида *K. dubia*, хотя у последнего, возможно, существует внутривидовая изменчивость (см.: Pimenov et al., 2003), если считать достоверным раннее определение 2n = 20 (Baksay, 1958), отличающееся от всех последующих определений.

Pastinaca clausii (Ledeb.) Calest., **n=11.** Калмыкия, сев. часть, отроги Ергеней, между Луговым и Плодовым, степная залежь, 48°09′N, 44°28′E. 10 VI 2005. № 55. М. Г. Пименов, И. А. Шанцер.

Новое определение соответствует двум предыдущим — n = 11 (Кордюм, 1967) и 2n = 22 (Васильева и др., 1981).

Saposhnikovia divaricata (Turcz.) Schischk., **2n=16.** Бурятия, Ново-Селенгинский р-н, долина Селенги, падь Средняя, каменистая степь, 50°53′N, 106°10′E. 28 VIII 2003. № 24. М. Г. Пименов.

Все предшествующие 7 определений из России (Приморский край, Читинская обл.) и Китая (см.: Pimenov et al., 2003) и новое, им соответствующее, показывают, что для вида этого монотипного рода свойственно несколько необычное для *Umbelliferae* число 2n = 16 (или n = 8).

Seseli ledebourii G. Don, **2n = 20.** Алтайский край, Чарышский р-н, Усть-Чагырка, 51°26′N, 83°09′E. 24 VIII 2003. Т. А. Остроумова. Без номера; Алтайский край, Чарышский р-н, Чинета, 51°20′N, 83°05′E. 24 VIII 2003. Без номера. Т. А. Остроумова.

Два ранее опубликованных определения чисел хромосом противоречивы — 2n = 22 из Казахстана (Ретина и др., 1977) и 2n = 40 с Алтая (Крогулевич, Ростовцева, 1984), причем наши новые определения не соответствуют ни одному из них. Если верно первое, то можно предположить для *S. ledebourii* внутривидовую дисплоидию, если второе — внутривидовой полиплоидный ряд. В любом случае вид заслуживает дальнейшего изучения.

Seseli tortuosum L., **n = 11.** Ростовская обл., Надвиговский р-н, Морской Чулак, берег Азовского моря, 47°22′N, 39°18′E. 17 VIII 2006. Без номера. М. Г. Пименов.

Числа хромосом для вида определялись несколько раз, но исключительно для растений Западной Европы (см.: Pimenov et al., 2003). Все определения характеризуют вид как диплоид с 2n = 22. Однако Brullo et al. (1978) выявили в Италии у этого вида тетраплоидную разновидность var. *maritimum.*

Silaum silaus (L.) Schinz et Thell. **n = 11.** Ростовская обл., Надвиговский р-н, окр. Надвиговки, Каменная балка, 47°21′N, 39°20′E. 17 VIII 2006. № 3. М. Г. Пименов.

Известно не менее 11 определений хромосомных чисел для этого вида (из Великобритании, Словакии, Чехии, России и без более точной географической привязки). 2n всегда равно 22 (или n = 11), но в двух случаях (Wenthworth et al., 1991; Měsiček, Javůrková-Jarolinová, 1992) в кариотипе выявлены B-хромосомы.

Sium latifolium L., **n = 6.** Ростовская обл., Шолоховский р-н, хутор Калининский, берег Дона, 49°34′N, 41°51′E. 20 VIII 2006. № 10. М. Г. Пименов.

У этого вида выявлена интересная внутривидовая изменчивость не-полиплоидного характера с определенной географической локализацией хромосомных рас (см.: Pimenov et al., 2003). Все определения из Западной и Центральной Европы (Германии, Швеции, Нидерландов, на восток до Словакии и Польши — 8 определений) дают константный результат — 2n = 20, в одном случае (Lovkvist, Hultgard, 1999) обнаружены B-хромосомы, а из Восточной Европы (на запад до Белоруссии), Сибири и Казахстана (6 определений) — также постоянное, но другое число, а именно 2n = 12. Наши новые данные укладываются в эту закономерность.

Sium sisaroideum DC., **n = 11.** Ростовская обл., Надвиговский р-н, Морской Чулак, берег Азовского моря, 47°22′N, 39°18′E. 17 VIII 2006. № 3. М. Г. Пименов.

В отличие от предыдущего вида у *S. sisaroideum* всегда 2n = 22, например по нашим более ранним определениям для растений Турции и Казахстана (см.: Pimenov et al., 2003), а теперь и из южной России.

Taeniopetalum arenarium (Waldst. et Kit.) V. N. Tikhom. **n = 11.** Волгоградская обл., Фроловский р-н, Арчадинско-Донские пески, в 3 км западнее Шеляховского, 49°34′N, 43°3934′E. 11 VI 2005. № 60. М. Г. Пименов, И. А. Шанцер.

Все известные определения числа хромосом для этого вида (под разными названиями, а именно *Peucedanum arenarium* Waldst. et Kit. или *P. borystenicum* Klokov — всего 5 определений) из Словакии, Болгарии, России (Ростовская обл.) и Украины (см. Pimenov et al., 2003) стабильно показывают, что вид во всех частях его ареала является диплоидом с x = 11. Не выделяется и наше новое определение для материала, собранного вблизи восточной границы ареала вида.

Благодарности

Авторы признательны спутникам по экспедиционным поездкам, во время которых был собран растительный материал: И. А. Шанцеру, О. Н. Деминой, Н. К. Бадмаевой, У. А. Украинской и Д. В. Щепоткину.

Работа поддержана грантами Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильева М. Г., Ретина Т. А., Пименов М. Г. Хромосомные числа некоторых зонтичных *(Umbelliferae)* Кавказа и юга европейской части СССР // Биол. науки. 1981. № 3. С. 60—65.

Гагнидзе Р. И., Гвиниашвили Ц. Н., Патарана М. Г., Джинджолиа Л. Д. Числа хромосом некоторых высокогорных видов Большого Кавказа // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1698—1699.

Гагнидзе Р. И., Чхеидзе П. Б. Числа хромосом некоторых видов флоры Кавказа // Сообщ. АН ГрССР. 1974. Т. 75. № 3. С. 681—684.

Жукова П. Г. Кариология некоторых видов растений, культивируемых в Полярно-Альпийском ботаническом саду / Н. А. Аврорин (ред.). Переселение растений на Полярный Север. Л., 1967. С. 139—149.

Кордюм Е. Л. Матеріали до вивчення чисел хромосом зонтичних — *Umbelliferae* // Доповіді АН УРСР. Сер. Б. 1967. № 1. С. 89—93.

Красноборов И. М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск, 1976. 378 с.

Крогулевич Р. Е., Ростовцева Т. С. Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1984. 286 с.

Малахова Л. А. Числа хромосом высокогорных растений Западного Саяна // Биол. науки. 1971. № 1(85). С. 97—104.

Ретина Т. А., Сдобнина Л. И., Пименов М. Г. Числа хромосом некоторых видов рода *Seseli* L. // Биол. науки. 1977. № 1. С. 83—87.

Ростовцева Т. С. Числа хромосом ряда видов семейства *Apiaceae* на юге Сибири // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 1. С. 93—99.

Ростовцева Т. С. Числа хромосом некоторых видов семейства *Apiaceae* Lindl. II // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 2. С. 227—230.

Соловьева Н. М., Васильева М. Г., Пименов М. Г. и др. Кариосистематическое изучение рода *Ferula* // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1228—1237.

Baksay L. The chromosome numbers of Ponto-Mediterranean plant species // Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hung. s.n. 1958. Vol. 9. P. 121—125.

Brullo S., Majorana G., Pavone P., Terrasi M. C. Numeri cromosomici per la Flora Italiana // Inform. Bot. Ital. 1978. Vol. 10. N 1. P. 46—54.

Chin H., Pan Z., Sheh M., Wu C. A report on chromosome numbers of Chinense *Umbelliferae* // Acta Phytotax. Sin. 1989. Vol. 27. N 4. P. 268—272.

Constance L., Chuang T. I., Bell C. R. Chromosome numbers in *Umbelliferae* V // Amer. J. Bot. 1976. Vol. 65. N 5. P. 608—625.

Daushkevich Ju. V., Alexeeva T. V., Pimenov M. G. IOPB Chromosome Data 3 // IOPB Newsletter. 1991. Vol. 17. P. 8—9.

Gardé A., Malheiros-Gardé N. Contribuição para o estudo carilologico da familia *Umbelliferae* I // Agron. Lusit. 1949. Vol. 11. N 2. P. 91—140.

Lovkvist B., Hultgard U.-M. Chromosome numbers of South Swedish vascular plants // Opera Bot. 1999. Vol. 137. P. 1—42.

Měšiček J., Javůrková-Jarolinová V. List of Chromosome Numbers of Czech Vascular Plants. Prague, 1992. 144 p.

Pimenov M. G., Daushkevich Ju. V., Vasil'eva M. G., Kljuykov E. V. Mediterranean chromosome number reports 6 (716—748) // Flora Mediterranea. 1996. Vol. 6. P. 288—307.

Pimenov M. G., Vasil'eva M. G. Chromosome Number reports LXXXI // Taxon. 1983. Vol. 32. N 4. P. 663—664.

Pimenov M. G., Vasil'eva M. G., Leonov M. V., Daushkevich Ju. V. Karyotaxonomical analysis in the *Umbelliferae*. Enfield, 2003. 468 p.

Vasilieva M. G., Pimenov M. G. Karyotaxonomical analysis in the genus *Angelica* (*Umbelliferae*) // Plant Syst. Evol. 1991. Vol. 177. P. 117—138.

Wentworth J. E., Bailey J. P., Cornall R. J. Contributions to a cytological catalogue of the British and Irish flora. 1 // Watsonia. 1991. Vol. 18. N 4. P. 415—417.

SUMMARY

Chromosome numbers of 20 species from 16 genera of *Umbelliferae* from Russia have been studied. For 2 species (*Kadenia salina* and *Ferula nuda*) chromosomes number are reported for the first time. A new chromosome number for *Seseli ledebourii* has been revealed.

УДК 576.316.7 : 581.9 (571.53/.55) Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 8

© **В. В. Чепинога,**[1] **А. А. Гнутиков,**[2] **И. В. Енущенко**[1]

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ФЛОРЫ БАЙКАЛЬСКОЙ СИБИРИ

V. V. CHEPINOGA, A. A. GNUTIKOV, I. V. ENUSCHENKO. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF VASCULAR PLANTS OF THE BAIKAL SIBERIA

[1] Иркутский государственный университет
664003 Иркутск, ул. К. Маркса, 1
E-mail: brasenia@yandex.ru
[2] АНО «Байкальский исследовательский центр»
Иркутск

Поступила 07.08.2007

Приведены числа хромосом (2n) для 32 видов Байкальской Сибири (Восточная Сибирь) из 27 родов и 14 семейств. Впервые исследован в кариологическом отношении *Agrostis diluta* Kurczenko (2n = 28). Для ряда видов установлены малоизвестные числа хромосом. 9 видов исследованы впервые на территории Сибири.

Ключевые слова: числа хромосом, флора, Байкальская Сибирь, Иркутская обл., Республика Бурятия, Читинская обл.

Настоящая статья является результатом кариологических исследований в Байкальской Сибири (Иркутская обл., Республика Бурятия и Читинская обл.), проводившихся в Иркутском государственном университете на базе Байкальского исследовательского центра в течение 2006 г.

Числа хромосом определил А. А. Гнутиков на материале, собранном авторами статьи в природных условиях, либо проращенном из природных семян. Определение исследованных образцов и составление комментариев выполнил преимущественно В. В. Чепинога, злаков — совместно с И. В. Енущенко. Заносные виды отмечены значком +. Звездочкой отмечены впервые исследованные виды.

Желая сократить количество источников в комментариях, мы даем ссылки преимущественно на справочные издания и «индексы» (Index).

Гербарные образцы изученных растений хранятся в Гербарии им. проф. В. И. Смирнова Иркутского университета (IRKU), г. Иркутск; дублеты переданы в Гербарий (VLA) при БПИ ДВО РАН, г. Владивосток.

Alismataceae

Alisma plantago-aquatica L., **2n = 14.** Иркутская обл., Зиминский р-н, в 3 км на юго-юго-запад от пос. Новолетники, эфемерный водоем, заросли частухи в воде, 8 VII 2005, № C162, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Евразиатский прибрежно-водный вид, вполне успешно расселяющийся во многих внетропических странах. Имеются указания на целый ряд кариологических рас у этого вида: 2n = 10, 12, 14, 16, 28 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1984, 1988, 1990, 1991, 1994, 2000, 2003). Однако большинство источников дают диплоидное (при $x = 7$) число 2n = 14. *A. plantago-aquatica* изучали неоднократно и в Сибири, и на Дальнем Востоке: 2n = 14 (см.: Агапова и др., 1990; Index.., 1988, 1994).

Sagittaria natans Pallas, **2n = 22.** Иркутская обл., Усть-Ордынский Бурятский автономный округ, окр. пос. Ныгда, р. Голуметь, в воде, 1 VIII 2006, № C338, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Восточноевропейско-сибирско-дальневосточный водный вид, способный на отмелях формировать наземную форму. *S. natans* (и род *Sagittaria* в целом) характеризуются константным набором хромосом 2n = 22. С территории Сибири изучен впервые.

Convallariaceae

Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt, **2n = 36.** Иркутская обл., Зиминский р-н, пос. Батама, лиственнично-сосновый лес, 10 VII 2005, № C183 (14883), А. Гнутиков, В. Мозер.

Среднеевропейско-сибирско-дальневосточный лесной вид, для которого в литературе приводятся два числа хромосом: 2n = 36 и 54 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1984, 1988, 1990, 1991, 1994, 2000). Наиболее обычна тетраплоидная раса, с 2n = 36 (x = 9). Однако в Северной Азии (Западная Сибирь, Южное Прибайкалье, Хабаровский край, Япония) иногда отмечается также гексаплоидная раса с 2n = 54 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1988).

Cyperaceae

Eleocharis mamillata Lindb. fil., **2n = 16.** Иркутская обл.: 1) Зиминский р-н, пос. Батама, в пруду на мелководье, 10 VII 2005, № C191, А. Гнутиков; 2) Тулунский р-н, в 3 км к северу от пос. Гарбакарай, р. Большой Одер, в реке на мелководье, 23 VII 2006, № C323, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Среднеевропейско-южносибирский прибрежно-водный вид с восточным пределом распространения в Амурской обл. Характерный набор хромосом — 2n = 16; иногда отмечались также 2n = 15, 16—18 (см.: Хромосомные.., 1969). С территории Сибири было известно только 2n = 16, из Красноярского края (Степанов, 1994).

Eleocharis palustris (L.) Roem. et Schult., **2n = 16.** Иркутская обл., Черемховский р-н, окр. пос. Нижняя Иреть, берег карьерного озера, в воде, 2 VIII 2006, № 343, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Гемикосмополитный прибрежно-водный вид. Для *E. palustris* s. l. приводятся 2n = 10, 15, 16, 18, 36, 38—42, 44, 46—49, 50, 51 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1984, 1988, 1990, 1991, 1994). Число 2n = 16 наиболее обычно, оно известно с российского Дальнего Востока (Кожевников, Соколовская, Пробатова, 1986; Index.., 1990). В Сибири вид исследован впервые.

Fabaceae

Amoria hybrida (L.) C. Presl, **2n = 32.** Иркутская обл., Тулунский р-н, окр. сел. Гарбакарай, по обочине дороги, 23 VII 2006, № C322, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Евросибирский луговой полусорный вид, занесен в Среднюю Азию, на Дальний Восток и Северную Америку. *A. hybrida* неоднократно изучался в кариологическом плане. Почти всегда приводится 2n = 16 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1984, 1985, 1988, 1991, 1994, 2000). Лишь однажды приводилось тетраплоидное число 2n = 32 (Index.., 1991). Необходимы дополнительные исследования.

Lemnaceae

Spirodela polyrhiza (L.) Schleiden, **2n = 42.** Иркутская обл., Зиминский р-н, пос. Батама, в пруду, 10 VII 2005, № C189, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Голарктический водный вид. Наиболее часто встречаемое для вида число хромосом 2n = 40 (см.: Index.., 1984, 1994, 1996, 2000). Однако отмечались также 2n = 30, 50, 80 (см.: Index.., 1991). В изученном нами материале, по-видимому, присутствует две добавочные хромосомы. На территории Сибири вид изучен впервые.

Papaveraceae

Chelidonium majus L., **2n = 12.** Иркутская обл.: 1) Заларинский р-н, пос. Залари, 15 VII 2002, № C001, В. Чепинога; 2) Черемховский р-н, пос. Хор-Тагна, 14 VIII 1999, № C008, В. Чепинога.

Евросибирский опушечно-лесной и полусорный вид. В умеренных широтах восточная граница ареала проходит к востоку от оз. Байкал, по-видимому в Забайкалье. Число хромосом 2n = 12 у вида, по-видимому, стабильно (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1984, 1985, 1988, 1990, 1991, 1994, 1996), хотя имеется одно указание на нахождение полиплоида с 2n = 36 (Index.., 2003). В Байкальской Сибири *C. majus* был исследован из Бурятии (2n = 12: Беляева, Сипливинский, 1975; Index.., 1994). Все имеющиеся указания 2n = 10 относятся к восточноазиатской расе чистотела, ныне возведенной в ранг вида *C. asiaticum* (Hara) Krachulkova, последняя была много раз исследована кариологически и устойчиво отличается хромосомным набором 2n = 10 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1984, 1985, 1988, 1991, 1998, 2003). Переход между двумя викарирующими видами не ясен: в Сибири отмечается только *C. majus*, на российском Дальнем Востоке — только *C. asiaticum*. Необходимы специальные исследования в Забайкалье.

Plantaginaceae

Plantago major L., **2n = 12.** Иркутская обл., Тулунский р-н, окр. пос. Едогон, пруд р. Едогон у старого тракта, по берегу, 22 VII 2006, № C311, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Голарктический отмельно-луговой и полусорный вид, занесен во многие внетропические страны мира. Кариологически вид хорошо изучен, и его хромосомное число 2n = 12, по-видимому, константно (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1984, 1985, 1988, 1990, 1991, 1994, 1996, 1998, 2003), но изредка встречаются также указания 2n = 22, 24, 23 + фрагменты (см.: Index.., 1998). В Сибири вид также изучали неоднократно: из Байкальской Сибири 2n = 12 известно с севера Иркутской обл. и с побережий оз. Байкал (см.: Крогулевич, Ростовцева, 1984).

Poaceae

Agropyron cristatum (L.) Gaertn., **2n = 28.** Республика Бурятия, Селенгинский р-н, в 3 км к югу от сел. Зурган-Дэбэ, обрывистый берег протоки р. Хилок, на песке, 13 VI 2006, № C263, И. Енущенко, И. Саловаров.

Центральноазиатско-южносибирский степной вид, распространившийся в том числе и как интродуцент по Евразии, занесен и в Северную Америку. *A. cristatum* характеризуется морфологической неоднородностью на протяжении ареала, особенно в Южной Сибири, откуда был описан целый ряд близкородственных таксонов (см.: Пешкова, 1990). Морфологическая разнородность сопровождается наличием ряда кариологических рас разной степени плоидности: 2n = 14, 28, 42 (Цвелёв, 1976), однако связь между ними пока не установлена. Максимальная плоидность (6x) отмечается за пределами Сибири, в западной части ареала вида (Араратян, 1938; Хромосомные.., 1969; Index.., 1985). Для Южной Сибири отмечаются только 2n = 14 и 28 (Беляева, Сипливинский, 1977; Крогулевич, 1978, и др.). Выявленное нами тетраплоидное число хромосом 2n = 28 встречается наиболее часто. Для выяснения ситуации с распределением разных уровней плоидности в ареале вида необходим серийный кариологический материал по этой сложной группе таксонов.

Agrostis clavata Trin., **2n = 42.** Иркутская обл., Тулунский р-н, южные окр. сел. Перфилово, р. Шарагол (левый приток р. Манут), подпруженное дорогой озеро, по берегу, 21 VII 2006, № С301, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Восточноевропейско-западноамериканский вид, с широкой экологической амплитудой и фитоценотической приуроченностью: от хвойных лесов до приречных кустарниковых зарослей, отмелей и нарушенных местообитаний. Характеризуется стабильным хромосомным числом, как в Сибири, так и за ее пределами (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1985, 1994; Агапова и др., 1993, и др.).

**A. diluta* Kurczenko, 2n=28. Иркутская обл., Тулунский р-н, окр. пос. Едогон, пруд р. Едогон у старого тракта, берег пруда, 21 VII 2006, № С310, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Европейско-южносибирско-дальневосточный, луговой вид из родства *A. stolonifera* L. Отличается рыхлокустовой (а не длиннокорневищной, как у *A. gigantea* Roth, или столонообразующей, как у *A. stolonifera*) жизненной формой, длиной соцветия, равной 9—14 см (а не 20—25(30) см, как у *A. gigantea* или 5—7 см, как у *A. stolonifera*) и рядом других признаков (см.: Курченко, 2002). Полевица, собранная нами, имеет облик, довольно типичный для *A. gigantea*. Однако у наших растений более короткие (до 15 см дл.), ланцетно-яйцевидные метелки, небольшое число вегетативных побегов и, что более важно, тетраплоидный набор хромосом, характерный скорее для *A. stolonifera* (2n = 28, 30, 32, 35, 40, 42, 44, 46, см.: Хромосомные.., 1969, и др.), чем для *A. gigantea* (2n = 42, см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1984, 1985, 1988, 1994, 1996, 2003). Все это может служить основанием для рассмотрения собранного нами материала как *A. diluta*. Редкие указания тетраплоидного — 2n = 28 (см.: Index.., 1994) — числа хромосом для *A. gigantea*, в том числе и с территории Байкальской Сибири (Крогулевич, 1978), видимо, также относятся к *A. diluta*. Число хромосом для этого вида указывается впервые и нуждается в подтверждении на дополнительном материале.

Agrostis stolonifera L., **2n = 28.** Иркутская обл.: 1) Тулунский р-н, пос. Перфилово, р. Манут, по берегу реки, 20 VII 2006, № С291, А. Гнутиков, В. Чепинога; 2) Зиминский р-н, пос. Осиповский, по сырому галечнику на берегу проточной старицы р. Оки, 9 VII 2005, № С178 (14472), А. Гнутиков, В. Мозер; 3) Зиминский р-н, пос. Зулумай, на лугу по берегу р. Зима, 13 VII 2005, № С214 (15076), А. Гнутиков.

Евразиатский прирусловой, очень полиморфный, вид, занесен или интродуцирован во многие внетропические страны мира. Характеризуется широким набором кариологических рас 2n = 28, 30, 32, 35, 40, 42, 44, 46 (см.: Хромосомные.., 1969, и др.). Тетраплоидный набор 2n = 28 встречается наиболее часто. На территории Сибири ранее этот вид не изучали.

Beckmannia syzigachne (Steudel) Fern., **2n = 14.** Иркутская обл.: 1) Зиминский р-н, в 3 км к юго-юго-западу от пос. Новолетники, левый берег р. Оки, луг, 8 VII 2005, № С161, А. Гнутиков, В. Чепинога; 2) Тулунский р-н, пос. Перфилово, р. Манут, по берегу старицы, 20 VII 2006, № С285, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Голарктический прибрежно-водный вид. Диплоидный набор хромосом 2n = 14 характерен для всего небольшого рода *Beckmannia* (Хромосомные.., 1969, и др.). Лишь однажды, на северном пределе распространения *B. syzigachne* (Западная Чукотка), был зафиксирован тетраплоид с 2n = 28 (Жукова, Петровский, 1976). Также имеется однократное указание 2n = 16 для *B. eruciformis* (Tarnavschi, 1948 — цит. по: Хромосомные.., 1969). На территории Сибири *B. syzigachne* изучали неоднократно (Беляева, Сипливинский, 1977; Крогулевич, 1978; Никифорова, 1990).

Elytrigia repens (L.) Nevski, **2n = 42.** Иркутская обл., Тулунский р-н, окр. пос. Гадалей, берег озера, 19 VII 2006, № С282, А. Гнутиков, А. Фролов.

Голарктический лугово-степной и сорный вид, преимущественно гексаплоид, 2n = 42 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1984, 1985, 1988, 1994, 1998, 2003, 2006), изредка встречается тетраплоидная раса с 2n = 28 (Index.., 1998, 2006). В Сибири число хромосом у вида ранее не определяли.

Festuca ovina L., **2n = 28.** Иркутская обл., г. Ангарск, правый берег р. Китой, окрестности Еловского водохранилища, у дороги на новый Китойский мост, летний лагерь «Ленинец», 9 VI 2006, № С252, И. Енущенко, А. Гнутиков.

Евразиатский лугово-степной вид, представляющий собой сложный комплекс морфологических рас. По мнению Е. Б. Алексеева с соавт. (1990), типовой подвид характеризуется стабильным набором 2n = 14, а указания на другие числа хромосом относятся к другим видам. Однако изученный нами материал по морфологическим признакам и анатомии листовых пластинок полностью соответствует типовому подвиду *F. ovina*. К тому же 2n = 28 у *F. ovina* уже выявляли на северо-восточном побережье Байкала (Беляева, Сипливинский, 1976). Необходимы новые подтверждения существования 28-хромосомной расы у *F. ovina* в Байкальской Сибири.

Hierochloë glabra Trin., **2n = 28.** Иркутская обл.: 1) г. Ангарск, юго-западная окраина города, у трамвайного кольца, на песке у дороги, 3 VI 2006, № С251, И. Енущенко; 2) г. Иркутск, ул. Авиастроителей, сорное на газоне, 26 V 2006, № С248, И. Енущенко; Республика Бурятия, Иволгинский р-н, р. Оронгой, близ трассы Улан-Удэ—Кяхта, берег реки, 12 VII 2006, № С255, И. Енущенко, И. Саловаров. **2n = 42.** Иркутская обл., г. Ангарск, юго-западная окраина города, правый берег р. Китой, 4 VI 2006, № С250, И. Енущенко.

Североазиатский лугово-степной вид. Согласно литературным данным 28-хромосомные расы распространены более широко (Соколовская, 1966, и др.). Кариологическая раса 2n = 42 отмечалась также Н. С. Пробатовой и А. П. Соколовской (1980) для Горного Алтая. Этими авторами было высказано предположение о таксономической самостоятельности отмеченной гексаплодиной расы, находящейся на западной границе ареала. Однако морфологически растения с Алтая вполне совпадали с типичными экземплярами *H. glabra*, имеющими мелкие (3.5—3.7 мм дл.) колоски и густо опушенные листовые влагалища. Изученный нами материал также несет густоопушенные влагалища, но колоски более крупные — 3.8—4.0 мм дл.

+*Hordeum jubatum* L., **2n = 28.** Иркутская обл., Тулунский р-н, пос. Перфилово, р. Манут, по берегу реки, 20 VII 2006, № С288, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Североамериканский вид, заносный в Южной Сибири, на Дальнем Востоке и в других регионах РФ. Характеризуется стабильным набором хромосом 2n = 28. Иногда отмечались также числа 2n = 14, 42 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 2006), но в большинстве работ приводится только 2n = 28 (см.: Index.., 1984, 1985, 1988, 1990, 1991, 1994, 1996, 2000, 2006). На территории Сибири число хромосом у этого вида, по-видимому, определяли только однажды — в Якутии, пос. Черского (см.: Агапова и др., 1993).

Phalaroides arundinacea (L.) Rausch., **2n = 28.** Иркутская обл., Тайшетский р-н, окр. пос. Старый Акульшет, по берегу протоки р. Бирюса, 27 VII 2006, № С327, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Голарктический прибрежно-водный вид, для которого приводится целый ряд хромосомных чисел: 2n = 14, 28, 35, 42, 56 (см.: Хромосомные.., 1969). Тетраплоидный набор 2n = 28 встречается наиболее часто и является единственным, который указывается для Азиатской России. В Сибири было единственное указание числа хромосом у этого вида (2n = 28), из Новосибирской обл. (Соколовская, Пробатова, 1979).

Phleum pratense L., **2n = 42.** Иркутская обл.: 1) Тулунский р-н, пос. Перфилово, р. Манут, по берегу старичного озера, 20 VII 2006, № С284, А. Гнутиков, В. Чепинога; 2) Зиминский р-н, пос. Осиповский, на лугу по берегу старицы р. Оки, 9 VII 2005, № С180, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Евросибирский опушечно-луговой и сорный вид. В Сибири восточная граница его естественного ареала проходит в Предбайкалье. Ранее для вида приводили 2n = 14, 21, 35, 36, 40, 42, 56, 63, 70, 84 (см.: Хромосомные.., 1969), позднее же — главным образом 2n = 42 (см.: Index.., 1984, 1985, 1988, 1991, 1994, 2000, 2003), но имеются единичные указания 2n = 14 (Index.., 1988) и 2n = 28 (Index.., 1996). В Сибири известно 2n = 42 из г. Новосибирска (Красников, Шауло, 1990) и, видимо, из Байкальской Сибири (Беляева, Сипливинский, 1981, цит. по: Index.., 1984).

Poa angustifolia L., **2n = 56.** Иркутская обл.: 1) Тулунский р-н, южные окр. пос. Перфилово, р. Шарагол, левый приток р. Манут, подпруженное дорогой озеро, по берегу, 21 VII 2006, № С300, А. Гнутиков, В. Чепинога; 2) Тулунский р-н, окр. пос. Гадалей, на берегу озера по опушке соснового леса, 19 VII 2006, № С281, А. Гнутиков, А. Фролов.

Европейско-североазиатский лугово-степной вид, занесенный и в Северную Америку. Характеризуется очень значительным полиморфизмом, как по морфологическим признакам, так и в кариологическом отношении (2n = 46—72; Хромосомные.., 1969; Index.., 1984, 1985, 1988, 1991, 2003). В Сибири вид исследован впервые.

+*Poa annua* L., **2n = 28.** Иркутская обл., Слюдянский р-н, правый берег р. Зун-Мурино, на дороге, окруженной лиственным лесом, 6 VI 2006, № С279, И. Енущенко, И. Саловаров.

Гемикосмополитный луговой и сорный вид. На территории Сибири он, однако же, менее обычен, чем близкий к нему *P. supina* L. От последнего *P. annua* устойчиво отличается тетраплоидным, а не диплоидным (2n = 14) набором хромосом, а также хорошо заметными опушенными промежуточными жилками нижних цветковых чешуй и более мелкими пыльниками (0.6—1 мм дл.). Имеется единственное указание 2n = 42 для *P. annua* (Index.., 1998), которое относится, по-видимому, к другому таксону. В Сибири *P. annua* исследован впервые. Исследованный нами экземпляр является многолетним растением как *P. supina*, а также имеет едва заметные промежуточные жилки нижних цветковых чешуй. Таким образом, мы имеем полное несоответствие хромосомного набора и морфологии исследованного экземпляра. В связи с этим необходимы дальнейшие исследования мятликов секции *Ochlopoa* в Сибири.

Schedonorus pratensis (Huds.) Beauv. (*Festuca pratensis* Huds.), **2n = 14.** Иркутская обл.: 1) Тулунский р-н, в 6 км к юго-западу от пос. Икей, левый берег р. Икей, пойменный луг, 23 VII 2006, № С320, А. Гнутиков, В. Чепинога; 2) Тулунский р-н, пос. Перфилово, р. Манут, по берегу старичного озера, 20 VII 2006, № С286, А. Гнутиков, В. Чепинога; 3) Зиминский р-н, в 3 км к юго-юго-западу от пос. Новолетники, левый берег р. Оки, у ивовых зарослей, 7 VII 2005, № С157, В. Мозер, А. Гнутиков.

Европейско-западноазиатский луговой вид, интродуцированный во многих регионах и странах, так что ныне он имеет почти космополитное распространение. Характеризуется стабильным диплоидным набором хромосом, но иногда отмечается наличие добавочных хромосом: 2n = 14 + 1-16В (см.: Хромосомные.., 1969). В Сибири вид изучали в окр. г. Новосибирска (2n = 14, 14+2В — Красноборов и др., 1980) и в Красноярском крае (2n = 14 — Ростовцева, 1977).

Polygonaceae

Persicaria lapathifolia (L.) S. F. Gray, **2n = 22.** Иркутская обл., Зиминский р-н, пос. Батама, в луже на проселочной дороге, 10 VII 2005, № С190, А. Гнутиков.

Голарктический прибрежно-водный, луговой и полусорный вид. Большинство имеющихся в литературе чисел хромосом идентичны полученному нами (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1988, 1990, 1991, 1994, 1998, 2000, 2003), изредка указывали 2n = 44 (см.: Index.., 2003) и 2n = 24 — с российского Дальнего Востока (Index.., 1991). В Сибири вид изучен впервые.

Ranunculaceae

Ranunculus radicans C. A. Meyer, **2n = 16.** Иркутская обл., Тулунский р-н, окр. пос. Перфилово, сырой берег р. Манут, 21 VII 2006, № С308, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Южносибирско-монгольский отмельный вид. Имелись два определения хромосом (2n = 16) с Восточного Саяна и северо-западного побережья Байкала (Беляева, Сипливинский, 1977; Крогулевич, 1978).

Ranunculus repens L., **2n = 32.** Республика Бурятия, Бичурский р-н, в 10 км к северо-востоку от пос. Окино-Ключи, берег старицы р. Хилок, глинисто-илистый влажный субстрат, 14 VI 2006, № С273, И. Енущенко, И. Саловаров.

Голарктический отмельно-луговой вид, морфологически очень полиморфный, но с достаточно устойчивым числом хромосом (2n = 32). Однако из Северо-восточного Китая и Польши известно также 2n = 28 (см.: Index.., 1994, 2000), а из Абхазии — 2n = 16 (Гагнидзе, Чурадзе, 1984). Вид неоднократно изучали в Азиатской России, в том числе в Байкальской Сибири, где известно только 2n = 32 (см.: Крогулевич, Ростовцева, 1984).

Trollius asiaticus L., **2n = 16.** Иркутская обл., Зиминский р-н, пос. Щельбей, на правом берегу р. Зима, 12 VII 2005, № С206, А. Гнутиков.

Сибирско-монгольский лугово-лесной вид. Его многократно изучали в Южной Сибири, в том числе в Прибайкалье: 2n = 16 (см.: Index.., 1984, 1988, 1990, 1994).

Rosaceae

Comarum palustre L., **2n = 28.** Иркутская обл., Зиминский р-н, р. Щельбей, близ впадения в р. Зима, 14 VII 2005, № C221, А. Гнутиков, С. Росбах.

Голарктический болотный вид. Число хромосом 2n = 28 является сравнительно редким для этого вида, но тем не менее оно было снова выявлено нами на юге Иркутской обл. (см.: Пробатова и др., 2008).

Filipendula ulmaria (L.) Maxim., **2n = 14.** Иркутская обл.: 1) Усть-Ордынский Бурятский автономный округ, Эхирит-Булагатский р-н, в 6 км к северо-западу от пос. Бозой, распадок р. Сухая Куяда, правого притока р. Куда, кустарник по берегу реки, 18 VI 2005, № C150 (14196), В. Чепинога, А. Гнутиков; 2) Зиминский р-н, пос. Зулумай, на лугу по берегу р. Зима, 13 VII 2005, № C212 (15110), А. Гнутиков, В. Чепинога.

Евросибирский опушечно-луговой вид. В литературе для вида имеются многочисленные указания 2n = 14 и 16, причем с почти одинаковой частотой (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1988, 1994, 1996, 2003). Видимо, число 2n = 16 представляет собой стандартный набор 2n = 14 с двумя добавочными хромосомами (2n = 14 + 2B: Lövkvist, Hultgard, 1999). Из Байкальской Сибири пока известно только 2n = 14 (см.: Крогулевич, Ростовцева, 1984).

Scrophulariaceae

Veronica anagallis-aquatica L., **2n = 36—38.** Иркутская обл., Зиминский р-н, в 3 км западнее от пос. Осиповский, на мелководье старицы р. Оки, среди хвоща речного, 8 VII 2005, № C168, В. Чепинога, А. Гнутиков.

Евросибирский прибрежно-водный вид, с восточной границей ареала в Читинской обл., а на Дальнем Востоке — как заносное. Единичные местонахождения отмечаются в Приморье (Иванина, 1991), где было определено число хромосом 2n = 36 (Шаталова, 2000). Тетраплоидное число 2n = 36 обычно для вида, и его приводили неоднократно (см.: Index.., 1985, 1988, 1994, 1996, 1998, 2000, 2003, 2006). Иногда сообщается и 2n = 18 (Index.., 1985, 1988). В Южной Сибири *V. anagallis-aquatica* был исследован из Тувы: 2n = 34—36 (см.: Агапова и др., 1993). В Байкальской Сибири *V. anagallis-aquatica* исследован нами впервые.

Sparganiaceae

Sparganium emersum Rehm., **2n = 30.** Иркутская обл.: 1) Усть-Ордынский Бурятский автономный округ, окр. пос. Ныгда, р. Голуметь, в воде, 1 VIII 2006, № C336, А. Гнутиков, В. Чепинога; 2) Тулунский р-н, пос. Перфилово, в воде р. Манут, на глубине 40 см, 20 VII 2006, № C294, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Голарктический прибрежно-водный вид. В Азиатской России 2n = 30 было получено для вида с Камчатки (Пробатова, Соколовская, 1984), а в Восточной Сибири — на материале из пос. Наканно на севере Иркутской обл. (см.: Крогулевич, Ростовцева, 1984).

Typhaceae

Typha latifolia L., **2n = 30.** Иркутская обл., Тулунский р-н, южные окр. пос. Перфилово, р. Шарагол, левый приток р. Манут, подпруженное дорогой озеро, 21 VII 2006, № C299, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Голарктический прибрежно-водный вид. Указанное нами число хромосом наиболее характерно для сем. *Typhaceae*. Однако имеются единичные указания 2n = 60 для *T. angustifolia* L., *T. orientalis* C. Presl, *T. muelleri* Rohrb. (см.: Хромосомные.., 1969; Roscoe, 1927; Index.., 1991). В Азиатской России *T. latifolia* изучали на Дальнем Востоке (Пробатова, Соколовская, 1988). В Сибири вид исследован впервые.

Благодарности

Авторы благодарят Н. С. Пробатову за постоянную помощь и консультации в ходе работы, а также за критический просмотр рукописи и ценные замечания и Э. Г. Рудыку — за передачу опыта кариологических исследований.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 98-04-49455, 05-05-64061, 07-04-00610) и программы «Развитие научного потенциала высшей школы 2006—2008 гг.» (РНП.2.2.1.1.7334, РНП.2.2.3.1.4667).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Aceraceae — Menyanthaceae*. Л., 1990. 509 с.

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Moraceae — Zygophyllaceae*. СПб., 1993. 430 с.

Алексеев Е. Б., Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Таксономия, распространение и числа хромосом овсяниц (*Festuca* L., *Poaceae*) флоры СССР. 4. Секция *Festuca*: *F. ovina — F. filiformis* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 4. С. 71—78.

Араратян А. Г. Числа хромосом некоторых видов и форм *Agropyrum* // Сов. бот. 1938. № 6. С. 109—111.

Беляева В. А., Сипливинский В. Н. Хромосомные числа и таксономия некоторых видов Байкальской флоры. I // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 6. С. 864—872.

Беляева В. А., Сипливинский В. Н. Хромосомные числа и таксономия некоторых видов Байкальской флоры. II // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 6. С. 873—880.

Беляева В. А., Сипливинский В. Н. Хромосомные числа и таксономия некоторых видов Байкальской флоры. III // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 8. С. 1132—1142.

Гагнидзе Р. И., Чурадзе М. В. Хромосомные числа некоторых видов секции *Chysantne* рода *Ranunculus* (*Ranunculaceae*) из Грузии // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 11. С. 1570—1571.

Жукова П. Г., Петровский В. В. Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. II // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 7. С. 963—969.

Иванина Л. И. Норичниковые — *Scrophulariaceae* // Сосуд. раст. сов. Дальн. Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 287—371.

Кожевников А. Е., Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Эколого-географическая характеристика и числа хромосом некоторых осоковых *(Cyperaceae*) советского Дальнего Востока // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1986. № 13. Вып. 2. С. 57—62.

Красников А. А., Шауло Д. Н. Числа хромосом представителей некоторых семейств сосудистых растений флоры Новосибирской области II // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 1. С. 118—120.

Красноборов И. М., Ростовцева Т. С., Лигус С. А. Числа хромосом некоторых видов растений юга Сибири и Дальнего Востока // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 5. С. 659—668.

Крогулевич Р. Е. Кариологический анализ видов флоры Восточного Саяна // Флора Прибайкалья. Новосибирск, 1978. С. 19—48.

Крогулевич Р. Е., Ростовцева Т. С. Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1984. 286 с.

Никифорова О. Д. Числа хромосом некоторых сибирских видов родов *Vicia* (*Fabaceae*) и *Beckmannia* (*Poaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 1. С. 121.

Пешкова Г. А. Agropyron Gaertner — Житняк // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 35—41.

Пешкова Г. А. Hordeum L. — Ячмень // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 55—58.

Пробатова Н. С., Гнутиков А. А., Рудыка Э. Г., Чепинога В. В. Числа хромосом видов растний из Байкальской Сибири // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 1. С. 162—181.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. К кариотаксономическому изучению злаков Горного Алтая // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 4. С. 509—520.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Конспект хромосомных чисел *Poaceae* советского Дальнего Востока I. Трибы *Oryzeae*, *Brachypodieae*, *Triticeae* // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 1. С. 62—70.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом представителей семейств *Alismataceae, Hydrocharitaceae, Hypericaceae, Juncaginaceae, Poaceae, Potamogetonaceae, Ruppiaceae, Sparganiaceae, Zannichelliaceae, Zosteraceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 12. С. 1700—1702.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом сосудистых растений из Приморского края, Приамурья, Северной Корякии, Камчатки и Сахалина // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 290—293.

Ростовцева Т. С. Числа хромосом некоторых видов растений юга Сибири. II // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 7. С. 1034—1042.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Хромосомные числа злаков Сахалина и Курильских островов // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 3. С. 384—393.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Хромосомные числа некоторых злаков *(Poaceae)* флоры СССР. III // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 9. С. 1245—1258.

Степанов Н. В. Хромосомные числа некоторых таксонов высших растений флоры Красноярского края // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 135—139.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Числа хромосом цветковых растений флоры СССР / Н. Д. Агапова, К. Б.Архарова, Л. И. Вахтина и др. Л., 1990—1993.

Шаталова С. А. Числа хромосом сосудистых растений Приморского края // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 152—156.

Index to plant chromosome numbers 1975—1978 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1981. Vol. 5. 553 p. *Index* to plant chromosome numbers 1979—1981 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1984. Vol. 8. 427 p. *Index* to plant chromosome numbers 1982—1983 / Ed. by P. Glodblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1985. Vol. 13. 224 p. *Index* to plant chromosome numbers 1984—1985 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1988. Vol. 23. 264 p. *Index* to plant chromosome numbers 1986—1987 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1990. Vol. 30. 243 p. *Index* to plant chromosome numbers 1988—1989 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1991. Vol. 40. 238 p. Index to plant chromosome numbers 1990—1991 / Ed. by P. Glodblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1994. Vol. 51. 267 p. *Index* to plant chromosome numbers 1992—1993 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1996. Vol. 58. 276 p. *Index* to plant chromosome numbers 1994—1995 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1998. Vol. 69. 208 p. *Index* to plant chromosome numbers 1996—1997 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 2000. Vol. 81. 188 p. *Index* to plant chromosome numbers 1998—2000 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 2003. Vol. 94. 297 p. *Index* to plant chromosome numbers 2001—2003 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 2006. Vol. 106. 242 p.

Hultén E., Fries M. Atlas of North European vascular plants north of the tropic of Cancer. Koeltz, Königstein, 1986. 1172 p.

Lövkvist B., Hultgar U.-M. Chromosome numbers in South Swedish vascular plants // Opera Botanica. 1999. Vol. 137. 42 p.

Roscoe M. V. Cytological studies in the genus *Typha* // Botanical Gazette. 1927. Vol. 84. N 4. P. 392—406.

SUMMARY

Chromosome numbers of 32 species of vascular plants from the Baikal Siberia (East Siberia) are presented. Chromosomes of *Agrostis diluta* Kurczenko (2n = 28) are counted for the first time. Nine species are studied for the first time from the territory of Siberia.

УДК 502.75 : 576.316.7 (571.6) Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 8

© А. В. Шатохина

ЧИСЛА ХРОМОСОМ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ИЗ АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ

A. V. SHATOKHINA. CHROMOSOME NUMBERS OF VASCULAR PLANTS FROM THE AMUR REGION

Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН
675000 Благовещенск, пер. Релочный, 8
E-mail: shatohin78@mail.ru

Поступила 19.11.2007

Приведены числа хромосом (2n) для 31 вида флоры Амурской обл., из 28 родов и 15 семейств. Впервые сообщается число хромосом для *Siphonostegia chinensis* Benth.: 2n = 20. *Silene jeniseensis* Willd. впервые исследован на российском Дальнем Востоке, многие виды впервые в бассейне Амура в целом или в Амурской обл. (Верхний и Средний Амур).

Ключевые слова: числа хромосом, сосудистые растения, Амурская обл., бассейн Амура.

Публикуемые данные являются результатом продолжающегося исследования чисел хромосом у видов сосудистых растений верхней и средней частей бассейна р. Амур.

Adoxaceae

Adoxa moschatellina L., **2n = 36.** Амурская обл. (далее — АО), Бурейский р-н, окр. с. Малиновка, пойменный лес вдоль р. Бурея, 31 V 2006, № 81, Г. Дарман, И. Козырь.

Голарктический лесной вид. На российском Дальнем Востоке (РДВ) вид был исследован (2n = 36) в Приморском крае, в Западной Чукотке (Агапова и др., 1990; Пробатова и др., 2000), но в бассейне Амура — впервые. В литературе для вида указывается главным образом 2n = 36, но из Китая и Японии приводятся, кроме того, 2n = 54 и 56 (Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1984, 1988, 1990, 1991, 1994, 1996, 2000, 2003).

Alliaceae

Allium maximowiczii Regel, **2n = 16.** АО, Бурейский р-н, окр. дер. Куликовка, каменистые россыпи на р. Бурея, 27 VIII 2005, № 64, А. Шатохина.

Восточносибирско-дальневосточный скально-отмельный вид; на РДВ он наиболее обычен в бассейне Амура. Для *A. maximowiczii* уже было известно 2n=16 на материале с Сахалина (Рудыка, 1984); из Сибири (Иркутская обл.) также приводили это диплоидное число хромосом (Фризен, 1988).

Asteraceae

Adenocaulon adhaerescens Maxim. (*Adenocaulon himalaicum* auct.), **2n = 46.** АО, Бурейский р-н, окр. с. Малиновка, пойменный лес вдоль р. Бурея, 31 V 2006, № 80, Г. Дарман, И. Козырь.

Преимущественно амуро-корейский лесной вид. Число хромосом у *A. adhaerescens* (2n = 46) было определено в Приморском крае, близ Владивостока (см.: Агапова и др., 1990; Волкова и др., 1999). В бассейне Амура вид исследован впервые. Такое необычное диплоидное (при x = 23) число хромосом у астровых флоры РДВ наблюдается еще у *Leibnitzia anandria* (см. ниже).

Artemisia integrifolia L., **2n = 36.** АО, Тамбовский р-н, окр. Муравьевского природного парка, в 0.5 км к югу от оз. Песчаное, пойменный луг, 19 IX 2006, № 108, А. Шатохина.

Южносибирско-дальневосточный луговой вид; на РДВ наиболее обычен в бассейне Амура. Такое же число хромосом (2n = 36) сообщается из Приморского края (Уссурийский р-н: Волкова, Бойко, 1985), то же — и в Байкальской Сибири, однако в Хабаровском крае (Верхнебуреинский р-н) известно диплоидное число хромосом 2n = 18 (см.: Агапова и др., 1990). Других данных не найдено. Для Амурской обл. это первые данные.

Leibnitzia anandria (L.) Turcz., **2n = 46.** АО, Благовещенский р-н, в 4 км выше с. Михайловки, каменистый склон в долине р. Амур, 20 IX 2006, № 115, А. Шатохина, В Старченко.

Восточносибирско-дальневосточный (преимущественно амуро-японский) опушечно-луговой вид. Ранее были известны два определения хромосом у *L. anandria* на РДВ — о-ва Рейнеке в заливе Петра Великого и с п-ова Муравьева-Амурского в Приморском крае (см.: Агапова и др., 1990). Из Японии для вида также приводится число хромосом 2n = 46 (Хромосомные.., 1969, так же как «*Gerbera anandrya*»). Это первое определение хромосом у вида в бассейне Амура.

Trommsdorffia ciliata (Thunb.) Soják, **2n = 10.** АО, Благовещенский р-н, правый берег р. Зея, в 5 км ниже по течению от с. Прядчино, остепненный луг, 12 VII 2005, № 61, А. Шатохина, А. Воробьева.

Южносибирско-дальневосточный луговой вид. Это первое определение хромосом у *T. ciliata* в бассейне Амура. До сих пор были известны данные для «*Achyrophorus ciliatus*» из Приморского края (см.: Агапова и др., 1990; Пробатова и др., 2000).

Balsaminaceae

Impatiens noli-tangere L., **2n = 20.** АО, Благовещенский р-н, левобережье р. Зея, о-в Верхненатальинский, в 3 км восточнее с. Натальино, 11 VII 2005, № 60, А. Шатохина.

Голарктический лесной вид. На РДВ он ранее был исследован (2n = 20) в Приморском крае и на Камчатке; из Японии также было известно 2n = 20, но 2n = 12 с Кавказа, скорее всего, относится к другому виду (см.: Агапова и др., 1990; Рудыка, 1995; Index.., 1985, 1994, 2003). В бассейне Амура вид исследован впервые.

Caryophyllaceae

Eremogone juncea (Bieb.) Fenzl (*Arenaria juncea* Bieb.), **2n = 22.** АО, Благовещенский р-н, левый берег Амура, участок между Михайловскими столбами и Сергеевским утесом, каменистый склон, 21 IX 2006, № 112, А. Шатохина.

Восточносибирско-дальневосточный лугово-степной вид; на РДВ он наиболее распространен в верхней и средней части бассейна Амура. Число хромосом для него (2n = 22) было известно из Приморского края, с островов Большой Пелис и Рикорда в заливе Петра Великого (см.: Агапова и др., 1990; Пробатова и др., 1998). Из бассейна Амура число хромосом получено впервые.

Silene jeniseensis Willd., **2n = 24.** АО, Ивановский р-н, Ерковецкий угольный разрез, 2-й участок, северный склон отвала, 20 VIII 2006, № 111, А. Шатохина.

Южносибирско-дальневосточный скально-степной вид. На РДВ он, как и предыдущий вид, наиболее распространен в верхней и средней частях бассейна Амура. Исследован на РДВ впервые. Для *S. jenisseensis* существовали указания числа хромосом (2n = 24) из Забайкалья, а также из Китая (см.: Агапова и др., 1990; Index.., 1998).

Fabaceae

Melilotus albus Medik., **2n = 16.** АО, Архаринский р-н, в 5 км к северу от пос. Кундур, разнотравный луг, 25 VIII 2005, № 75, А. Шатохина, Е. Аистова.

Почти космополитный сорный вид, заносный на РДВ. В очень обширной литературе для него указывается в основном диплоидное число хромосом 2n = 16: из Приморского края (Дальнегорск), Хабаровского края (Нижний Амур), а также из Восточной Сибири и из Китая; очень редко приводятся также 2n = 24, 32, 36 (см.: Хромосомные.., 1969; Рудыка, 1988; Агапова и др., 1990; Волкова, Басаргин, 2002; Index.., 1984, 1988, 1990, 1998).

M. suaveolens Ledeb., **2n = 16.** АО, Бурейский р-н, окр. г. Райчихинска, обочина шоссе Благовещенск—Хабаровск, 24 VIII 2005, № 72, А. Шатохина.

Центральноазиатско-восточносибирско-дальневосточный (?) луговой и полусорный вид. Ранее на РДВ он был исследован только в Приморском крае (Хорольский р-н); имеются данные из Восточной Сибири и из Китая (Соколовская и др., 1989; Агапова и др., 1990; Index.., 1984, 1990) — все авторы сообщают диплоидное число хромосом 2n = 16. В Амурской обл. этот, как и предыдущий вид донника, исследован впервые.

Sophora flavescens Soland., **2n = 18.** АО, Благовещенский р-н, окр. с. Новинка, северный склон сопки, 2 IX 2005, № 71, А. Шатохина.

Восточносибирско-южнодальневосточный скально-луговой вид. Ранее это число было получено из Приморского края, Хасанский р-н (Соколовская и др., 1989); такое же указание (2n = 18) имеется из Китая и Японии (Index.., 1981, 1988, 1990, 1991).

Trifolium lupinaster L., **2n = 32.** АО, Тамбовский р-н, территория Муравьевского природного парка, разнотравный луг у оз. Песчаное, 19 IX 2006, № 105, А. Шатохина.

Евразиатский опушечно-луговой вид. Тетраплоидное число хромосом 2n = 32 приводится из Приморского края (Дальнегорский р-н), из Хабаровского края (Нижний Амур, оз. Удыль), а из Сибири известны 2n = 32, 32+3B, 40, 48 (см.: Хромосомные.., 1969; Павлова и др., 1989; Агапова и др., 1990; Красников, Шауло, 1990).

Hemerocallidaceae

Hemerocallis middendorffii Trautv. et C. A. Mey., **2n = 22.** АО, Архаринский р-н, в 20 км к югу от ж.-д. ст. Архара, пойма р. Урил, осоково-вейниково-разнотравный луг, 26 VIII 2005, № 69, А. Шатохина, Т. Синицина.

Амуро-корейский опушечно-луговой вид. Его изучали в кариологическом отношении в Приморском крае (Черниговский р-н и п-ов Муравьева-Амурского), в Хабаровском крае (см.: Агапова и др., 1990; Волкова, Басаргин, 2002): 2n = 22. В Амурской обл. вид исследован впервые.

Iridaceae

Iris sanguinea Hornem., **2n=28.** АО, Тамбовский р-н, Муравьевский природный парк, около 1.5 км от кордона, осоковое болото, 7 VI 2006, № 88, А. Шатохина, Г. Дарман.

Преимущественно амуро-японский луговой вид. Он был несколько раз исследован (2n = 28) в Приморском крае (Черниговский и Шкотовский районы), в Амурской обл.: Благовещенский р-н, бассейн р. Зея (см.: Агапова и др., 1990, Стародубцев, Миронова, 1990; Пробатова, Рудыка, Павлова и др., 2006), а за пределами РДВ — в Китае (Index.., 1990, 1991, 1998).

Lamiaceae

Glechoma longituba (Nakai) Kuprian., **2n = 36.** АО, Бурейский р-н, окр. с. Малиновка, пойменный лес вдоль р. Бурея, 31 V 2006, № 79, Г. Дарман.

Преимущественно амуро-корейский лесной вид. Число хромосом у него было установлено на юге Приморского края: 2n = 36 (Соколовская и др., 1986 — как «*G. hederacea* var. *longituba*»). В бассейне Амура вид исследован впервые.

Poaceae

Calamagrostis extremiorientalis (Tzvel.) Probat., **2n = 28.** АО, Октябрьский р-н, в 18 км к западу от с. Варваровка, Ерковецкий угольный разрез, сухой луг между отвалами, 2001 г., № 8701, А. Денисенко (Шатохина).

Преимущественно амуро-японский опушечно-луговой и отмельный вид, восточноазиатская раса полиморфного евразиатского комплекса *C. epigeios* (L.) Roth aggr. Ранее вид исследовали в Приморском крае: о-в Русский в заливе Петра Великого, в Партизанском р-не, побережье близ пос. Анна, а также на Сахалине (Агапова и др., 1993; Шаталова, 2000; Probatova et al., 2006): 2n = 28.

Echinochloa crus-galli (L.) Beauv., **2n = 54.** АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, в 18 км от с. Варваровка, склон отвала южной экспозиции, 2000 г., № 9143, А. Денисенко.

Почти космополитный отмельный и полусорный вид (отсутствует лишь на севере), очень полиморфный. Более ранние исследования *E. crusgalli* в Амурской обл. (Мазановский р-н, с. Новокиевский Увал) показали это же гексаплоидное число хромосом 2n = 54 (Пробатова, Соколовская, 1983), как и в большинстве литературных источников. Тем не менее для вида приводятся также числа 2n = 18, 36, 42, 48, 50, 56 (см.: Хромосомные.., 1969, и др.).

Elymus sibiricus L., **2n = 28.** АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, в 18 км от с. Варваровка, склон отвала западной экспозиции, 2001 г., № 8702, А. Денисенко.

Восточноевропейско-западноамериканский скально-осыпной вид. Число хромосом 2n = 28 для *E. sibiricus* приводили многие авторы, на РДВ — с Сахалина, а также из Сибири, вне РФ — из Китая и Японии; однако 2n = 42 вряд ли относится к этому виду (см.: Хромосомные.., 1969; Агапова и др., 1993; Index...., 1981, 1984, 1985, 1994, 1996, 1998). В Амурской обл. вид исследован впервые.

Elytrigia repens (L.) Nevski, **2n = 42.** АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, в 20 км от с. Варваровка, вершина отвала, 2000 г., № 9142, А. Денисенко.

Голарктический луговой и сорный вид, очень полиморфный; встречается на приречных песках и галечниках, у дорог, на залежах, на полях и плантациях как сорное по всему РДВ. Он был исследован на Нижнем Амуре (с. Солонцы Хабаровского края), но в Амурской обл. число хромосом определено впервые. Очень многочисленные литературные указания также дают 2n = 42, лишь очень редко также 2n = 28, 40, 56 (см.: Хромосомные.., 1969; Агапова и др., 1993; Index.., 1994, 1998, и др.).

Eriochloa villosa (Thunb.) Kunth, **2n = 54.** АО, Октябрьский р-н, в 16 км от с. Варваровка, Ерковецкий угольный разрез, у подножия отвала, 2001 г., № 8707, А. Денисенко.

Южноазиатско-восточноазиатский отмельный и сорный вид, заносный в ряде регионов. На РДВ он распространен в бассейне Амура и на юге Приморья. Был исследован в Приморском крае (Новоселище), в Амурской обл. (Новокиевский Увал), в Хабаровском крае (у г. Хабаровска), а вне РДВ — на Кавказе: 2n = 54 (см.: Агапова и др., 1993; Пробатова и др., 1996), есть также данные из Китая (Index.., 2003). Гексаплоидное число хромосом 2n = 54 у вида стабильно.

Poa palustris L., **2n = 28.** АО, Октябрьский р-н, в 16 км от с. Варваровка, Ерковецкий угольный разрез, у подножия отвала, вблизи дренажной траншеи, 2001 г., № 8706, А. В. Денисенко.

Голарктический сыролуговой вид, очень полиморфный. Это же число хромосом (2n = 28) ранее было получено на материале из Приморского края, Сахалина и Курильских островов (см.: Агапова и др., 1993; Шаталова, 2000; Probatova et al., 2000), его же приводят и большинство авторов.

Setaria pumila (Poir.) Roem. et Schult. (*S. glauca* auct.), **2n = 36.** АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, в 18 км от с. Варваровка, отвал северо-восточной экспозиции, 2001 г., № 8696, А. Денисенко.

Почти космополитный (?) сорно-рудеральный вид. Ранее он был исследован в кариологическом отношении (2n = 36) в Амурской обл., Дагмара (Пробатова и др., 1996) и в Хабаровском крае, Сарапульское (Пробатова, Соколовская, 1983), в обоих источниках — как «*S. glauca*». Однако для вида приводят, кроме 2n = 36, также 2n = 18, 54, 72 — большей частью как «*S. glauca*» (см.: Хромосомные.., 1969; Агапова и др., 1993; Index.., 1984, 1996, 2006, и др.).

S. pycnocoma (Steud.) Henrard ex Nakai, **2n = 18.** АО, Октябрьский **р-н**, окр. с. Варваровка, Ерковецкий угольный разрез, склон отвала западной экспозиции, 2001 г., № 8699, А. Денисенко.

Евразиатский отмельный и полусорный вид, малоисследованный в кариологическом отношении. Число хромосом у него было известно из Приморского края, Дальнегорск: 2n = 18 (Соколовская, Пробатова, 1986), а также оно приводится в одном зарубежном источнике (см.: Хромосомные.., 1969). В бассейне Амура вид исследован впервые.

Primulaceae

Primula farinosa L., **2n = 18.** АО, Бурейский р-н, окр. пос. Талакан, высокий каменистый правый берег р. Бурея, близ водотока, 30 V 2006, № 82, Г. Дарман, И. Козырь.

Евразиатский арктоборальный вид, преимущественно скальный, чрезвычайно полиморфный. На РДВ он был исследован в Приморском крае, хр. Тачин-Чан —

2n = 18, вне РДВ — в Байкальской Сибири — 2n = 18 и 36 (см.: Агапова и др., 1993). Многие зарубежные авторы приводят 2n = 18, иногда — 2n = 18+0-3B, 36, 72 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1985, 1988, 1996, 2000, 2003). В бассейне Амура этот вид исследован, возможно, впервые.

P. patens (Turcz.) E. Busch, **2n = 26.** АО, Тамбовский р-н, Муравьевский природный парк, около 2 км от кордона, осоковое болото, 7 VI 2006, № 89, А. Шатохина, Г. Дарман.

Восточносибирско-дальневосточный (амуро-корейский?) сыролуговой вид. В Приморском крае число хромосом определяли неоднократно: 2n = 22, 24, 26 (Агапова и др., 1993, также как «*P. sieboldii*»; Пробатова и др., 1998; Пробатова и др., 2000). Число хромосом у вида нестабильно. В Амурской обл. вид исследован впервые.

Ranunculaceae

Pulsatilla ajanensis Regel et Tiling, **2n = 16.** АО, Бурейский р-н, окр. пос. Талакан, правый берег р. Бурея, на камнях, 30 V 2006, № 116, Г. Дарман.

Восточносибирско-дальневосточный скальный вид. Это же число хромосом было известно с Нижнего Амура (мыс Аури) (см.: Агапова и др., 1993), также оно было получено на материале из Магаданской обл.: Хасынский р-н (Волкова, Уланова, 1986). В Амурской обл. этот вид исследован впервые.

Trollius ledebourii Reichenb., **2n=16.** АО, Тамбовский р-н, Муравьевский природный парк, около 1. 5 км от кордона, осоково-разнотравное болото, 7 VI 2006, № 91, А. Шатохина, Г. Дарман.

Амуро-японский луговой вид. На РДВ исследован впервые. Для *T. ledebourii* существовало определение хромосом из Забайкалья (см.: Агапова и др., 1993), вне РФ известно число хромосом из Китая — 2n = 16 (Index.., 2006).

Scrophulariaceae

Siphonostegia chinensis Benth., **2n = 20.** АО, Благовещенский р-н, пос. Моховая Падь, восточный склон сопки, дубняк, 8 VII 2004, № 100, А. Шатохина.

Преимущественно амуро-корейский опушечно-луговой вид, представитель небольшого восточноазиатского рода. В РФ заходит только на РДВ: в Амурской обл. он редок (отмечен только в Нижне-Зейском флористическом районе), встречается также в Приморье. Число хромосом у *S. chinensis* (и, по-видимому, в роде *Siphonostegia*) установлено впервые.

Valerianaceae

Patrinia rupestris (Pall.) Dufr., **2n = 22.** АО, Благовещенский р-н, в 4 км выше с. Михайловка, крутой склон южной экспозиции в долине р. Амур, 20 IX 2006, № 109, А. Шатохина, В. Старченко.

Южносибирско-дальневосточный преимущественно скальный вид. Был исследован в Приморском крае (Пробатова, Соколовская, 1988; Гурзенков, 1995), а вне РДВ — в Восточной Сибири: Западный Саян и оз. Байкал (см.: Агапова и др., 1993), везде 2n = 22. В старой литературе было известно это же число хромосом по единственному указанию (см.: Хромосомные.., 1969). В бассейне Амура этот вид исследован, по всей вероятности, впервые.

Violaceae

Viola acuminata Ledeb., **2n = 20.** АО, Бурейский р-н, окр. д. Куликовка, правый берег р. Бурея, широколиственный лес, 27 VIII 2005, № 76, А. Шатохина.

Сибирско-дальневосточный лесной вид. Ранее все определения хромосом для него на РДВ были из Приморского края: 2n = 20, 20+1-2B, а с о-ва Русский близ Владивостока было установлено однажды 2n = 40 (см.: Агапова и др., 1993; Пробатова, Безделева, Рудыка, 2001). Последнее число нуждается в новых подтверждениях. Есть данные и из Кореи (2n = 20: см.: Index.., 1984). В бассейне Амура этот вид исследован впервые.

Гербарные образцы исследованных растений хранятся в Гербарии (VLA) при Биолого-почвенном институте ДВО РАН (г. Владивосток).

Благодарности

Автор признательна В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман, И. В. Козырь за содействие в сборе материала, а также — руководителю научной темы Н. С. Пробатовой за консультации при подготовке этого сообщения.

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 07-04-00610).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Aceraceae — Menyanthaceae*. Л., 1990. 509 с.

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Aceraceae — Menyanthaceae*. Л., 1993. 430 с.

Волкова С. А., Басаргин Д. Д. Числа хромосом видов флоры Хабаровского края // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 4. С. 165—167.

Волкова С. А., Бойко Э. В. Числа хромосом некоторых видов семейства *Asteraceae* из южной части советского Дальнего Востока // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 7. С. 1000—1001.

Волкова С. А., Бойко Э. В., Гавриленко И. Г. Числа хромосом представителей некоторых семейств флоры Приморского края // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 2. С. 140—141.

Волкова С. А., Уланова К. П. Числа хромосом некоторых видов семейств *Nelumbonaceae* и *Ranunculaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1692.

Гурзенков Н. Н. Хромосомные числа некоторых растений Дальнего Востока // Биологические исследования на Горнотаежной станции. Уссурийск, 1995. Вып. 2. С. 129—139.

Красников А. А., Шауло Д. Н. Числа хромосом представителей некоторых семейств сосудистых растений флоры Новосибирской области. II // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 1. С. 118—120.

Павлова Н. С., Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Таксономический обзор семейства *Fabaceae*, числа хромосом и распространение на советском Дальнем Востоке // Комаровские чтения. Владивосток, 1989. Вып. 36. С. 20—36.

Пробатова Н. С., Безделева Т. А., Рудыка Э Г. Числа хромосом, таксономия и распространение дальневосточных фиалок (*Viola*, *Violaceae*) // Комаровские чтения. Владивосток, 2001. Вып. 48. С. 85—124.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Павлова Н. С. и др. Числа хромосом видов растений из Приморского края, Приамурья и Магаданской области // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 3. С. 491—509.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Соколовская А. П. Числа хромосом синантропных видов растений с Дальнего Востока России // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 5. С. 98—101.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Соколовская А. П. Числа хромосом сосудистых растений с островов залива Петра Великого и полуострова Муравьева-Амурского (Приморский край) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 5. С. 125—130.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Новые числа хромосом сосудистых растений с островов залива Петра Великого (Приморский край) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 12. С. 1655—1662.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом сосудистых растений из Приморского края, Приамурья, Северной Корякии, Камчатки и Сахалина // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 290—293.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П., Рудыка Э. Г., Шаталова С. А. Числа хромосом видов растений из бассейна реки Раздольная (Суйфун) в Приморском крае // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 102—107.

Рудыка Э. Г. Числа хромосом сосудистых растений из южной части советского Дальнего Востока // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 12. С. 1699—1700.

Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 294—295.

Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений юга российского Дальнего Востока // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 87—90.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Числа хромосом некоторых представителей семейств *Asteraceae*, *Iridaceae*, *Poaceae*, *Primulaceae*, *Violaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1423—1425.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г. К изучению чисел хромосом и распространения некоторых видов семейства *Lamiaceae* на Дальнем Востоке СССР // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 2. С. 195—200.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов флоры советского Дальнего Востока из семейств *Actinidiaceae*, *Aristolochiaceae*, *Fabaceae*, *Ranunculaceae*, *Saxifragaceae* // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 268—271.

Стародубцев В. Н., Миронова Л. Н. Числа хромосом видов рода *Iris* (*Iridaceae*) флоры Приморского края // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 1. С. 123—127.

Фризен Н. В. Луковые Сибири (систематика, кариология, хорология). Новосибирск, 1988. 185 с.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Шаталова С. А. Числа хромосом сосудистых растений Приморского края // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 152—156.

Probatova N. S., Barkalov V. Yu., Rudyka E. G., Pavlova N. S. Further chromosome studies on vascular plant species from Sakhalin, Moneron and Kurile Islands // Biodiversity and Biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin / Ed. H. Takahashi and M. Ohara. Vol. 2. Hokkaido University Museum, Japan. 2006. P. 93—110.

Probatova N. S., Barkalov V. Yu., Rudyka E. G., Shatalova S. A. Chromosome study on vascular plants of the Kurile Islands // Nat. Hist. Res., Special Issue N 7: 21—38. March 2000. [Chiba, Japan].

Index to plant chromosome numbers 1975—1978 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1981. Vol. 5. 553 p. *Index* to plant chromosome numbers 1979—1981 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1984. Vol. 8. 427 p. *Index* to plant chromosome numbers 1982—1983 / Ed. by P. Glodblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1985. Vol. 13. 224 p. *Index* to plant chromosome numbers 1984—1985 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1988. Vol. 23. 264 p. *Index* to plant chromosome numbers 1986—1987 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1990. Vol. 30. 243 p. *Index* to plant chromosome numbers 1988—1989 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1991. Vol. 40. 238 p. *Index* to plant chromosome numbers 1990—1991 / Ed. by P. Glodblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1994. Vol. 51. 267 p. *Index* to plant chromosome numbers 1992—1993 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1996. Vol. 58. 276 p. *Index* to plant chromosome numbers 1994—1995 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1998. Vol. 69. 208 p. *Index* to plant chromosome numbers 1996—1997 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 2000. Vol. 81. 188 p. *Index* to plant chromosome numbers 1998—2000 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 2003. Vol. 94. 297 p.

SUMMARY

The chromosome numbers of 31 vascular plant species from the Amur Region are presented. The chromosome number of *Siphonostegia chinensis* Benth. is reported for the first time; many species are investigated for the first time from the Amur River basin or from the Amur Region.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© О. В. Чернева, Г. П. Яковлев, Л. И. Крупкина, В. И. Дорофеев

РУДОЛЬФ ВЛАДИМИРОВИЧ КАМЕЛИН (К 70-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

O. V. CHERNEVA, G. P. YAKOVLEV, L. I. KRUPKINA, V. I. DOROFEYEV.
RUDOLF VLADIMIROVICH KAMELIN (ON THE 70-YEARS ANNIVERSARY)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 30.04.2008

12 августа 2008 г. исполнилось 70 лет выдающемуся русскому ботанику, члену-корреспонденту РАН (АН СССР), заведующему Отделом Гербария высших растений Ботанического института (БИН) им. В. Л. Комарова РАН Рудольфу Владимировичу Камелину. Р. В. — выдающийся ученый-систематик, один из крупнейших знатоков внетропической флоры Евразии. Как ботанико-географ Р. В. известен своими трудами по истории флор Средней Азии, Монголии и Алтая, разработками теории флорогенеза и флористического районирования Азии; как геоботаник (он долгое время возглавлял Лабораторию растительности аридной зоны БИН РАН) — серией собственных работ и коллективных монографий по итогам стационарных исследований в Монголии и Средней Азии.

Р. В. Камелин с 1992 г. — президент Русского ботанического общества, с 2001 г. — главный редактор «Ботанического журнала», более 15 лет являлся главным редактором журнала «Растительные ресурсы». С 1998 г. Р. В. — главный редактор журнала «Turczaninowia», издаваемому Алтайским государственным университетом в Барнауле. В 1987 г. Р. В. избран член-корреспондентом АН Республики Таджикистан, а 1998 г. — действительным членом двух общественных академий (Петровской Академии наук и искусств и Российской экологической академии). В 1993 г. ему присуждена премия им. В. Л. Комарова за выдающиеся работы в области ботаники.

В 1998 г. в «Ботаническом журнале» была опубликована статья, посвященная 60-летнему юбилею[1] Рудольфа Владимировича, однако ее авторы, написавшие о научном пути Р. В., почти ничего не сказали о Камелине как о человеке. О том, какой он прекрасный муж, отец, дедушка! О его таланте художника. Об организаторских способностях, без которых совершенно невозможно возглавлять центральный отдел Ботанического института — Гербарий высших растений. В пополнение коллекций Гербария Р. В. внес существенный личный вклад, возглавляя крупные экспедиционные отряды по различным регионам Средней Азии, Алтая и Монголии.

---

[1] Чернева О. В., Сытин А. К. Рудольф Владимирович Камелин (к 60-летию со дня рождения) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 8. С. 133—148.

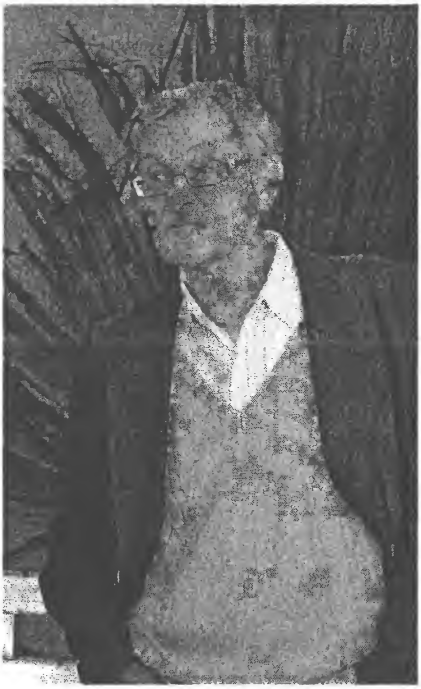


Рис. 1. Р. В. Камелин. 2008 г.

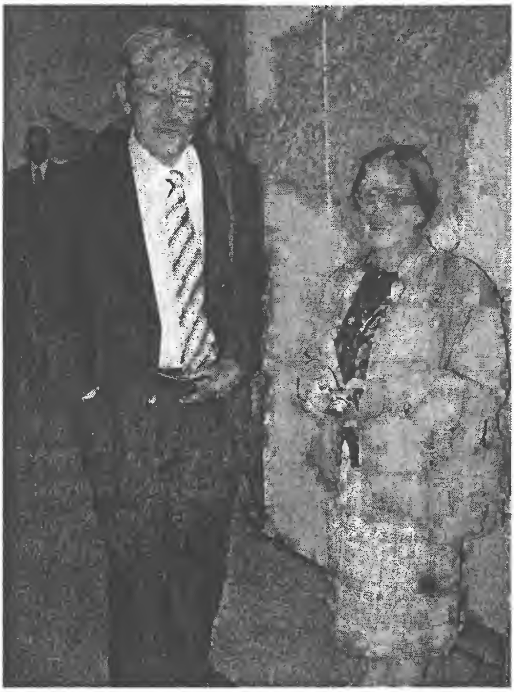


Рис. 2. Р. В. и О. П. Камелины на конференции в Улан-Баторе. 2005 г.

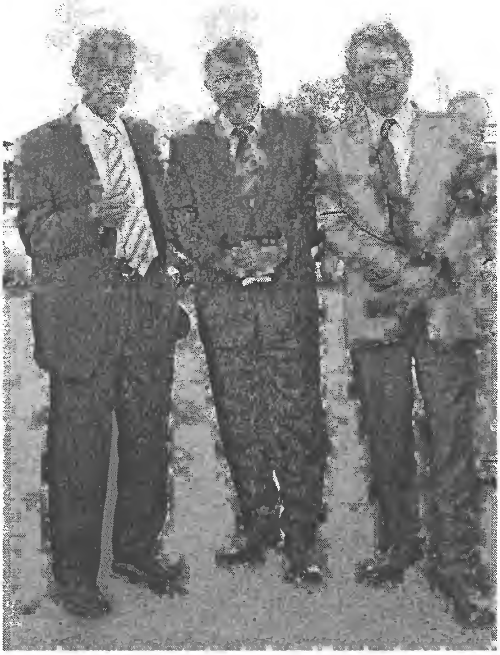


Рис. 3. Р. В. Камелин, В. Т. Ярмишко и П. Д. Гунин. 2005 г.

Рис. 4. Минуты отдыха на реке Бальджин-Гол. Монголия, 2005.
Слева — В. И. Дорофеев, справа — Р. В. Камелин.

И в поле, и в кабинете Р. В. продолжает изучать растительный покров внетропической Евразии. Его перу принадлежат изданные в последние десятилетия многочисленные монографии. В этих работах он объясняет основные пути и закономерности генезиса флоры самой пестрой по растительному покрову страны — Азии.

Вокруг Р. В. Камелина собрался крепкий коллектив молодых ученых, являющихся его учениками. Если бы Р. В. собрал всех своих учеников, это был бы настоящий институт Ботаники! И всегда рядом с Рудольфом Владимировичем его самый нежный и надежный помощник и друг — жена Ольга Петровна, также известный ученый, доктор наук, сотрудник Ботанического института им. В. Л. Комарова.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ Р. В. КАМЕЛИНА ЗА 1998—2007 гг.

1998. Вадим Николаевич Тихомиров (1942—1998) // Ботанический вестник (Информационный бюл. Русского ботанического общества и БИН РАН). Вып. 3—4. С. 5.

Исчезающие и редкие растения междуречья Чандыра и Сумбара (Копетдаг) // Бот. журн. Т. 83. № 5. С. 28—37. (Совместно с Д. Курбановым, А. Розыевым).

Красная книга Алтайского края. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Барнаул: Изд-во АГУ. 305 с. (Совместно с А. И. Шмаковым, Н. В. Ревякиной и др.).

Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул: Изд-во АГУ. 240 с.

Об авторе этой книги М. Э. Кирпичникове (18.06.1913—18.05.1995) // М. Э. Кирпичников. Справочное пособие по систематике высших растений. III. СПб.: Наука. С. 9—16. (Совместно с В. И. Грубовым, А. А. Сытиным).

Предисловие научного редактора (Светлой памяти Виктора Петровича Бочанцева (1910—1990) посвящают авторы и научный редактор свой скромный труд) // Губанов И. А., Т. В. Багдасарова, Баландина Т. П. Научное наследие выдающихся русских флористов Г. С. Карелина и И. П. Кирилова. М. 95 с.

Предисловие // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков. Тез. докл. II(X) съезда РБО. СПб. Т. 1. С. 3—4.

Систематика сосудистых растений и флористика на рубеже XX—XXI веков // Там же. Т. 2. С. 146—149.

Уважаемый читатель! (Вступительное слово Главного редактора журнала) // Turczaninowia. Т. 1. Вып. 1. С. 3.

1999. Новое справочное пособие по флоре Казахстана (предисловие научного редактора) // Абдулина С. А. Список сосудистых растений Казахстана. Алматы. 187 с.

Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. Пермь: Изд-во Пермского ун-та. 83 с. (Совместно с С. А. Овесновым, С. И. Шиловой).

Новый вид рода *Lappula* Moench из Казахстана // Turczaninowia. Т. 2. Вып. 3. С. 5—6.

Некоторые флористические находки 1995—1998 гг. на плоскогорье Укок // Turczaninowia. Т. 2. Вып. 4. С. 42—43. (Совместно с А. И. Шмаковым, С. А. Дьяченко).

Среднеазиатские виды секции *Frolovia* (DC.) Kitam. рода *Saussurea* DC. // Turczaninowia. Т. 2. Вып. 4. С. 25—32.

Флористические находки на Алтае // Turczaninowia. Т. 2. Вып. 1. С. 6—10. (Совместно с А. И. Шмаковым, С. В. Смирновым).

A new subspecies of *Pseudosedum ferganenese* Boriss. (*Crassulaceae*) from Tien-Shan // Komarovia. Vol. 1. P. 39—40. (With V. V. Byalt).

2000. Евгений Михайлович Лавренко (к 100-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 85. № 2. С. 129—137.

Новый вид рода *Aulacospermum* Ledeb. (*Apiaceae*) из Бадахшана // Новости систематики высших растений. Т. 32. С. 130—132.

Новые виды рода *Jurinea* (*Asteraceae*) из Средней Азии // Бот. журн. Т. 85. № 1. С. 126—128. (Совместно с О. В. Черневой).

Ольга Владимировна Чернева (к 70-летию со дня рождения) // Там же. № 12. С. 113—117.

Современный этап изучения разнообразия сосудистых растений России и перспективы развития флористических и таксономических исследований // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. Матер. Междунар. конф. М. С. 130—134.

Систематика как основа исследований биологического разнообразия // Там же. С. 135—139. (Совместно с И. М. Кержнером, В. В. Хлебовичем).

Список семенных растений для Красной книги Российской Федерации (проект) // Бот. журн. Т. 85. № 2. С. 119—128. (Совместно с Т. И. Варлыгиной, Л. В. Денисовой и др.).

Сложноцветные (краткий обзор системы). (Учебное пособие для магистратуры). СПб.; Барнаул: Изд-во АГУ. 60 с.

Систематика сосудистых растений в России (вехи истории) // Бот. журн. Т. 85. № 6. С. 2—18.

30 years of the activities of the joint Russian-Mongolian complex biological expedition of the Russian academy of sciences and Mongolian academy of sciences // Proc. of Intern. Conference «Central Asian ecosystems». Ulaanbaatar. P. 113—117. (With. D. S. Pavlov, O. Shagdarsuren, N. Ulziikhutag et al.).

Results of the investigation of Mongolian flora for the last 30 years // Ibid. P. 160—161. (With N. Ulziikhutag, C. Sanchir, E. Ganbold).

Allium Linnaeus // Flora of China. Flagellariaceae through Marantaceae. Vol. 24. Ed. Wu Zhengyi and Peter H. Raven. Science Press (Beijing), Missouri Botanical Garden Press (St. Louis). P. 165—202. (With Xu Jiemei).

2001. Дополнения к флоре Алтая // Turczaninowia. Т. 4. Вып. 1—2. С. 79—85. (Совместно с А. И. Шмаковым, С. В. Смирновым, М. Г. Куцевым, И. Н. Чубаровым).

Новый вид рода *Sterigmostemum* Bieb. (*Cruciferae*) из Восточного Казахстана // Turczaninowia. Т. 4. Вып. 3. С. 5—9. (Совместно с Д. А. Германом).

Сем. *Rosaceae* Adans. — Розовые (Ключ для определения родов и описание родов и семейства) // Флора Восточной Европы. Т. X. СПб.: Мир и семья. Изд-во СПХФА. С. 306—313.

Род 1. Рябинник — *Sorbaria* (Ser. ex DC) A. Br. // Там же. С. 313.

Род 2. Стефанандра — *Stephanandra* Sieb. et Zucc. // Там же. С. 314.

Род 3. Лабазник. Таволга — *Filipendula* Mill. // Там же. С. 314—317.

Род 4. Таволжанка — *Aruncus* Raf. // Там же. С. 317—318.

Род 5. Пузыреплодник — *Physocarpus* (Camb.) Maxim. // Там же. С. 318—319.

Род 7. Сибирка — *Sibiraea* Maxim. // Там же. С. 326.

Род 8. Экзохорда — *Exochorda* Lindl. // Там же. С. 327—328.

Род 9. Родотипос — *Rhodotypos* Sieb et Zucc. // Там же. С. 328.

Род 10. Керрия — *Kerria* DC. // Там же. С. 328—329.

Род 14. Сабельник — *Comarum* L. // Там же. С. 393—394.

Род 15. Лапчатка — *Potentilla* L. // Там же. С. 394—452.

Род 16. Земляника — *Fragaria* L. // Там же. С. 452—456.

Род 17. Сиббальдия — *Sibbaldia* L. // Там же. С. 456—457.

Род 18. Хамеродос, розочка — *Chamaerodos* Bunge // Там же. С. 457—458.

Род 20. Гравилат — *Geum* L. // Там же. С. 460—466.

Род 21. Новосиверсия — *Novosieversia* Bolle // Там же. С. 466—467.

Род 22. Вальдштейния — *Waldsteinia* Willd. // Там же. С. 467.

Род 23. Репейничек — *Agrimonia* L. // Там же. С. 467—470.

Род 24. Аремония — *Aremonia* Neck ex Nestl. // Там же. С. 470.

Род 27. Кровохлебка — *Sanguisorba* L. // Там же. С. 532—534.

Род 28. Черноголовик — *Poterium* L. // Там же. С. 534—535.

Род 40. Пираканта — *Pyracantha* M. Roem. // Там же. С. 587—588.

2002. Важнейшие особенности флоры сосудистых растений и флористическое районирование России // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Матер. Первой Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул. 2002. С. 36—41.

Заметки о некоторых видах рода *Scorzonera* L.(*Asteraceae*) // Turczaninowia. Т. 5. Вып. 1. С. 17—21. (Совместно с С. В. Смирновым).

Заметки о крестоцветных (*Cruciferae*) Азии. Род *Rhammatophyllum* O. E. Schulz и его родство // Бот. журн. Т. 87. № 12. С. 97—109.

Крестоцветные (краткий обзор системы). Учебное пособие. Барнаул: Изд-во АГУ. 52 с.

Новый вид рода *Kosopoljanskia* Korov. (*Apiaceae*) // Бот. журн. Т. 87. № 7. С. 110—113. (Совместно с М. Г. Пименовым).

Памяти Юрия Леонардовича Меницкого (1937—2001) // Там же. С. 145—151.

Предисловие. Краткий очерк растительного покрова Киргизии // М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков. Зонтичные (*Umbelliferae*) Киргизии. М.: Изд-во КМК. С. 3—18.

Флористическое районирование России // Тез. докл. Первой Междунар. науч.-практ. конф. «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». Барнаул. С. 11—12.

Что такое *Sanicula uralensis* Kleop.? // Turczaninowia. Т. 5. Вып. 2. С. 11—25. (Совместно с И. Н. Чубаровым, А. И. Шмаковым).

Эдуард Людвигович Регель // Швейцарцы в Петербурге. СПб.: Петербургский институт печати. С. 309—315.

Potentilla approximata Bunge // Список растений Гербария флоры России и сопредельных государств, издаваемого БИН РАН. 29. Вып. 150—153. С. 15.

7473a. *Potentilla approximata* Bunge // Там же. С. 16.

7474. *Potentilla argentea* L. // Там же.

7474a. *Potentilla argentea* L. // Там же. С. 17.

7474b. *Potentilla argentea* L. // Там же.

7475. *Potentilla humifusa* Willd. ex Schlecht. // Там же. С. 17—18.

2003. Вспоминая Леонида Ефимовича Родина // От Субарктики до субтропиков: Вспоминая о профессоре Л. Е. Родине. Ред. Н. В. Ловелиус. СПб.: Астерион. С. 90—101.

Новый вид рода *Astragalus* (*Fabaceae*) с возвышенности Ергени (юго-восток Европейской России) // Бот. журн. Т. 88. № 6. С. 114—119. (Совместно с А. К. Сытиным, Ж. Н. Шишловой).

Павел Николаевич Овчинников (к 100-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 88. № 5. С. 165—176.

Проект «Флора России: концепция базового таксона и отражение эйдологической ситуации» // Ботанические исследования в Азиатской России. Матер. XI съезда РБО (18—22 авг. 2003, Новосибирск—Барнаул). Т. 1. Барнаул. С. 226—228.

Хранилище земных произрастений... Гербарий высших растений // Сокровища Академических собраний Санкт-Петербурга. СПб.: Наука. С. 190—203. (Совместно с Д. В. Гельтманом, А. К. Сытиным).

2004. География и фитоценология *Prunus* (*Amygdalus*) *pedunculata* (Rosaceae) // Бот. журн. Т. 89. № 3. С. 400—425.

Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. Барнаул: Изд-во «АзБука». 227 с.

Новые и редкие виды для флоры Монголии // Бот. журн. Т. 89. № 2. С. 323—326. (Совместно с Ш. Дариймаа).

Новый вид лютика (*Ranunculus*) из Монголии // Turczaninowia. Т. 7. Вып. 3. С. 5—7. (Совместно с А. И. Шмаковым, С. В. Смирновым).

35 лет Российско-Монгольской (Советско-Монгольской) комплексной биологической экспедиции // Аридные экосистемы. Т. 10. № 24—25. С. 8—12. (Совместно с Д. С. Павловым, О. Шагдарсурэн, Н. Улзийхутаг).

Род *Potentilla* L. // Atlas Florae Europaeae. Vol. 13. Yammala, Finland. С. 163—170.

Флора [России] // Большая Российская Энциклопедия. Том «Россия». М. С. 84—88.

Флористическое районирование [России]. Карта. М. 1 : 45 000 000. Там же. С. 85.

Additions to the flora of the Khentej, Mongolia, 2 // Wildenowia, 2004. T. 34. (With Ch. Dulamsuren, N. Tzvelev, M. Hauck, M. Muehlenberg).

2005. Алексей Константинович Скворцов (к 85-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 90. № 1. С. 125—137. (Совместно с Ю. К. Виноградовой, А. Г. Куклиной, М. Г. Пименовым и др.).

Вадим Николаевич Павлов (к 75-летию со дня рождения) // Там же. С. 119—125. (Совместно с И. А. Губановым, В. С. Новиковым).

Великая селекция зари человечества (этноботанические этюды). Барнаул: АзБука. 128 с.

Владислав Иванович Василевич (к 70-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 90. № 10. С. 1613—1623. (Совместно с В. С. Ипатовым, О. И. Суминой, Т. К. Юрковской).

География и фитоценология *Ulmus macrocarpa* Hance (*Ulmaceae*) // Там же. № 7. С. 969—998.

Кустáрниковые сообщества и их роль в сукцессионных процессах в лесостепной зоне Монголии // Там же. № 4. С. 481—508. (Совместно с Н. Н. Слемневым, П. Д. Гуниным, С. Н. Бажа).

Preface. A unique book for world horticulture // Tatyana Shulkina. Ornamental plants from Russia and adjacent states of the former Soviet Union. Rostok; St. Petersburg. С. 8—10.

О некоторых малоизвестных видах рода *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*) из России, Казахстана, Киргизии и Китая // Бот. журн. Т. 90. № 6. С. 896—910.

Новые данные по флоре сосудистых растений Монголии и перспективы дальнейших исследований // Экосистемы Монголии и приграничных территорий соседних стран: природные ресурсы, биоразнообразие и экологические перспективы. Тр. Междунар. конф. Улан-Батор (Монголия), 5—9 сентября 2005 г. Улан-Батор: Бемби-сан. 2005. С. 104—106. (Совместно с Н. Улзийхутаг).

Становление, основные результаты и перспективы совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ // Экосистемы Монголии и приграничных территорий соседних стран: природные ресурсы, биоразнообразие и экологические перспективы / Там же. С. 462—471. (Совместно с Н. Улзийхутаг, Д. С. Павловым, О. Шагдарсурен).

Итоги флористических и таксономических исследований в Монголии за последние 35 лет // Новости Монголии. № 35, 2 сентября 2005 г. Изд-во Агентства МОНЦАМЭ. С. 5. (Совместно с И. А. Губановым, Ч. Санчир, Э. Ганболд).

Новая флора Алтая (задачи и концепция новой флористической сводки) // Флора Алтая. Том 1. Плауновидные, хвощевидные, папоротниковидные. Барнаул: Изд-во «АзБука». С. 7—9.

Концепция вида и отражение эйдологической ситуации // Там же. С. 9—22.

Краткий очерк природных условий и растительного покрова Алтайской горной страны. Природные условия. Растительный покров (основные черты). Важнейшие особенности флоры. Типы растительности. Типы растительности (флороценотипы) Алтайской горной страны // Там же. С. 22—54.

New flora of Altai // Там же. С. 55—97.

Политомический ключ // Там же. С. 98—103.

Ключ для определения семейств отдела голосеменные // Там же. С. 105.

Ключ для определения семейств отдела цветковые // Там же. С. 105—123.

Флористические работы в России на рубеже XX—XXI веков и перспективы новой «Флоры России» // Изучение флоры Восточной Европы: достижения и перспективы. Тез. докл. Междунар. конф. СПб. 23—28 мая 2005 г. М.; СПб. С. 36—39.

2006. Ботанические сады и дендрологические парки высших учебных заведений // HORTUS BOTANICUS / Международный журнал ботанических садов. № 3. С. 5—27. (Совместно с П. Н. Андреевым, М. Н. Бер, А. А. Егоровым и др.).

Ботаническая география // Большая Российская Энциклопедия. Т. 4. С. 89—90.

Бурачниковые // Там же. С. 352—353.

Ворсянковые // Большая Российская Энциклопедия. Т. 5. С. 732.

Ворсянка // Там же.

Восковница // Там же. Т. 6. С. 734.

Вьюнковые // Там же. С. 190.

Вьюнок // Там же.

Высокотравье // Там же. С. 141.

Гераниевые // Там же. С. 666.

Гербарий // Там же. С. 670—671.

Материалы к анализу флоры Кавказа. О некоторых особенностях состава флоры Кавказа и их значении для понимания истории флоры этой страны // Бот. журн. Т. 91. № 5. С. 649—673.

К истории ботаники в Казанском университете: С. И. Коржинский // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы (Матер. Междунар. науч. конференции, посвящ. 200-летию Казанской бот. школы). Казань. Ч. 1. С. 23—25.

Памяти Сергея Сергеевича Иконникова (1931—2005) // Бот. журн. Т. 91. № 8. С. 1427—1429. (Совместно с Н. П. Литвиновой, О. В. Черневой, Н. Н. Цвелёвым).

Розоцветные (*Rosaceae*). Барнаул: Алтайские страницы. 100 с.

Флористические находки на Алтае // Бот. журн. Т. 91. № 21. С. 1915—1919. (Совместно с Д. А. Германом, С. В. Смирновым, Чен Венли и др.).

2007. Геоботаника и фитогеография: сфера взаимодействия и проблемы развития // Актуальные проблемы геоботаники. 3-я Всероссийская школа-конференция. Лекции. Петрозаводск. С. 8—21.

Голантарктическое флористическое царство // Большая Российская Энциклопедия. Т. 7. С. 666.

Голарктическое флористическое царство // Там же. С. 303—305.

Гречишные // Там же.

Карта «Подцарства и области голарктического царства» // Там же. С. 735.

Иллюстрированный определитель растений Пермского края. Пермь: Книжный мир. 743 с. (Совместно с С. А. Овесновым, Е. Г. Ефимик и др.).

Проект «Флора России» (Российской Федерации) [С кафедры президиума РАН] // Вестник Российской академии наук. Т. 77. № 1. С. 22—26.

Редкие виды сосудистых растений хребта Малый Балхан (Туркменистан) // Бот. журн. Т. 92. № 8. С. 1244—1254. (Совместно с Дж. Курбановым).

КНИГИ, ИЗДАННЫЕ ПОД РЕДАКЦИЕЙ Р. В. КАМЕЛИНА

Губанов И. А., Багдасарова Т. В., Баландина Т. П. Научное наследие выдающихся русских флористов Г. С. Карелина и И. П. Кирилова. М., 1998. 95 с.

Красная книга Алтайского края. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Барнаул: Изд-во АГУ, 1998. 305 с.

Наврузшоев Д., Мирзобеков М. Важнейшие лекарственные растения Бадахшана. СПб.: БИН РАН, 1998. 157 с.

Наврузшоев Д. Конспект флоры бассейна реки Бартанг (Западный Памир). СПб.: Нестор, 1998. 128 с.

Сосудистые растения // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков. Тез. докл. II (X) съезда РБО. СПб., 1998. Т. 2. С. 145—265.

Абдулина С. А. Список сосудистых растений Казахстан. Алматы, 1999. 187 с.

Шмаков А. И. Определитель папоротников России. Барнаул: Изд-во Алтайского ГУ. 1999. 108 с.

Яковлев Г. П., Челомбитько В. А. Ботаника. Учебник для вузов. СПб. СпецЛит.: Изд-во СПХФА, 2001. 680 с.

Пименов М. Г., Клюйков Е. В. Зонтичные (*Umbelliferae*) Киргизии. М.: Изд-во КМК, 2002. 288 с.

Растения открытого грунта Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова. Коллекции, экспозиции. Коллектив авторов. СПб.: Изд-во ООО Росток. 2002. 256 с. 48 с цв. илл.

Надмидын Улзийхутаг. Бобовые Монголии (Таксономия, экология, география, филогения и хозяйственное значение). Уланбаатар, 2003. 588 с.

Флора Алтая. Том 1. Плауновидные, хвощевидные, папоротниковидные. Барнаул: Изд-во «АзБука». 2005. 340 с.

Большая Российская Энциклопедия. М. Тт. 1, 2, 3 (2005). Т. 4 (2006). (Научный консультант).

Большая Российская Энциклопедия. М. Тт. 5, 6. 2006, Тт. 7, 8, 9, 10. 2007. (Член научно-редакционного совета).

СПИСОК УЧЕНИКОВ Р. В. КАМЕЛИНА

Аспиранты и соискатели, защитившие диссертации кандидата биологических наук под руководством Р. В. Камелина

1. Махмедов Акрам М. «Род *Salvia* L. во флоре Средней Азии и Казахстана». Узбекистан.
2. Шилова Светлана Ивановна. «Флора Кунгурской лесостепи». (Совместно с А. Н. Пономаревым). (Россия).
3. Лунева Наталья Николаевна. «Алыча во флоре СССР». (Россия).
4. Сагателян Анна Арташесовна. «Флора и растительность Мегри» (науч. конс. Э. Ц. Габриэлян). (Армения).

5. Овеснов Сергей Александрович. «Флора хвойно-широколиственной подзоны Пермской области». (Россия).

6. Гельдиханов Аман Мухамедович. «Зонтичные Туркмении». (Туркмения).

7. Сергиенко Людмила Александровна. «Флора и растительность приморских территорий Чукотки» (науч. конс. Б. А. Юрцев). (Россия).

8. Михайлова Марина Антоновна. «Род *Corydalis* во флоре СССР». (Россия).

9. Раенко Лариса Михайловна. «Бурачниковые Туркмении». (Россия).

10. Тагаев Ибрагим Усанович. «Род *Scorzonera* в Средней Азии и Казахстане». (Узбекистан).

11. Хасанов Фуркат Урунбаевич. «Ксерофильная древесная и кустарниковая растительность хребта Кугитанг». (Узбекистан).

12. Горбунова Нелля Васильевна. «Роды *Caragana* и *Calophaca* во флоре Киргизии». (Киргизия).

13. Арнаутова Елена Владимировна. «Гаметофиты папоротников флоры СССР». (Россия).

14. Шарипова Буляк Абдурахмановна. «Сем. *Valerianaceae* во флоре Таджикистана». (Таджикистан).

15. Халимов Абдурасул Сохиб. «Растительность ключевого участка хребта Хозратишо (Придарвазье, Таджикистан)». (Таджикистан).

16. Саидов Мурод С. «Дикорастущие пищевые растения Центрального Таджикистана». (Таджикистан).

17. Буданцев Андрей Львович «Род *Dracocephalum* во флоре СССР». (Россия).

18. Горелова Таисья Григорьевна. «Флора и растительность Бадхызского государственного заповедника». (Туркмения).

19. Атаханов Хасанали. «Багрянники (формация *Cercis griffithii*) в Таджикистане». (Таджикистан).

20. Халилов Ильгар Х. «Монография рода *Crambe*». (Азербайджан).

21. Лазьков Георгий Анатольевич. «Семейство гвоздичных во флоре Киргизии». (Киргизия).

22. Сейсумс Арнис Гунарович. «Подрод *Melanocrommyum* рода *Allium*» (защищена как докторская). (Латвия).

23. Козьминых Татьяна Владимировна. «Флора подзоны южной тайги Пермской области». (Россия).

24. Кикодзе Давид Георгиевич. «Флора и растительность заповедных территорий Колхиды». (Грузия).

25. Еллыбаев Ашир. «Флора пустыни Сундукли». (Туркмения).

26. Валаматова Садиниссо. «Дикорастущие бобовые Северного Таджикистана и перспективы их использования в кормопроизводстве» (науч. конс. А. А. Мадаминов). (Таджикистан).

27. Левичев Игорь Германович. «Род *Gagea* L. во флоре Западного Тянь-Шаня». (Россия).

28. Голяков Павел Владимирович. «Флора Олекминского заповедника (Южная Якутия)». (Россия).

29. Глазкова Елена Александровна. «Флора островов восточной части Финского залива: состав, анализ». (Россия).

30. Гнатюк Елена Петровна. «Флора Средней Карелии». СПб., 1999. (Россия).

31. Соловьев Андрей Анатольевич. «Лютиковые Алтайской горной страны и их охрана». (Россия).

32. Дьяченко Сергей Анатольевич. «Флора плоскогорья Укок и ее охрана». (Россия).

33. Жук Александр Валентинович. «Стратегия повилик (*Cuscuta* L.) во взаимоотношениях с хозяевами». (Россия).

34. Смирнов Сергей Владимирович. (Россия).

35. Асеева Людмила Анатольевна. «Обзор видов рода *Veronica* L. (*Scrophulariaceae*) России». (Россия).

36. Курбатова Любовь Евгеньевна. «Листостебельные мхи Ленинградской области». (Россия).

37. Красовская Людмила Степановна. «Род *Rubus* L. (*Rosaceae* Adans.) Восточной Европы и Кавказа». (Россия).

38. Степанова Анна Валентиновна. «Закономерности строения вторичной ксилемы многолетних побегов травянистых растений на примере рода *Potentilla* L.». (Россия).

39. Белоус Виктор Николаевич. «Виды рода *Astragalus* L. и их роль в растительном покрове Предкавказья». (Россия).

40. Алексеева Нина Борисовна. «Виды рода *Iris* L. во флоре России. Проблемы охраны в природе и интродукции». (Россия).

41. Доронина Анна Юрьевна. «Флора Карельского перешейка (Ленинградская обл.) и ее анализ». (Россия).

42. Соколова Ирина Георгиевна. «Синантропная флора города Пскова». (Россия).

43. Парахина Елена Александровна. «Деревья и кустарники Орловской области: дикорастущие и интродуцированные». (Россия).

СПИСОК БОТАНИКОВ, ЗАЩИТИВШИХ ДИССЕРТАЦИИ ДОКТОРА БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК ПРИ НАУЧНОМ КОНСУЛЬТАНСТВЕ Р. В. КАМЕЛИНА

1. Махмедов Акрам М. «Губоцветные Средней Азии и Казахстана». (Узбекистан).

2. Курбанов Джумамурад. «Флора Северо-Западного Копетдага и прилегающих низкогорий». (Туркмения).

3. Шербаев Базарбай. «Флора Каракалпакистана». (Узбекистан).

4. Гельдиханов Амангылыч М. «Флора Каракумов». (Туркмения).

5. Пратов Уктам П. «Маревые Средней Азии и Казахстана». (Узбекистан).

6. Буданцев Андрей Львович. «Триба *Nepetae* сем. *Labiatae*». (Россия).

7. Наврузшоев Давудшо. «Флора и растительность бассейна р. Бартанг». (Таджикистан).

8. Худойбердиев Тангриберди Х. «Губоцветные в растительном покрове Ферганской долины» (совм. с П. К. Закировым). (Узбекистан).

9. Овеснов Сергей Александрович. «Флора Пермской области и ее анализ». (Россия).

10. Иванов Александр Львович. «Флора Предкавказья и ее анализ». (Россия).

11. Энебишийн Ганболд. «Флора Северной Монголии (систематика, экология, география, история развития и хозяйственное значение)». (Монголия).

12. Шмаков Александр Иванович. «Папоротники России». (Россия).

13. Бакташева Надежда Мацаковна. «Флора Калмыкии, и ее анализ и основные черты формирования». (Россия).

14. Баранова Ольга Германовна. «Флора Вятско-Камского междуречья и ее история». (Россия).

15. Лазьков Георгий Анатольевич. «Род *Silene* L. (*Caryophyllaceae*) во флоре Евразии (систематика, распространение, история)». (Киргизия).

16. Дариймаа Шагдарын. «Астровые (*Asteraceae* Dumort.) Монголии (систематический состав, экология, география, история развития и хозяйственное значение)». (Монголия).

17. Дарбаева Талшен Есеномановна. «Флора меловых возвышенностей Северо-Западного Казахстана». (Казахстан).

18. Науменко Николай Иванович. «Флора Южного Зауралья». (Россия).

19. Улыкпанийн Бекет. «Флора и растительность Монгольского Алтая». (Монголия).

20. Дорофеев Владимир Иванович. «Крестоцветные (*Cruciferae* Juss.) Европейской России и Северного Кавказа». (Россия).

21. Казанцева Тамара Ивановна. «Динамика и продуктивность зональных растительных сообществ Гобийской части Монголии». (Россия),

ОСНОВНЫЕ ЭКСПЕДИЦИОННЫЕ МАРШРУТЫ Р. В. КАМЕЛИНА В 1998—2007 гг.

1998.

24.06—5.08. Экспедиция по Западному Алтаю (Тигирецкий и Бащелакский хребты) и Юго-Восточному Алтаю (плоскогорье Укок) Барнаул—Калманка—Алейск—с. Новокалманка—Змеиногорск—г. Ревнюха—долина р. Мал. Белая—верхнее течение р. Белая—долина р. Луговая—пос. Андреевский—пос. Усть-Ионыш—Тигирекский хр.—пос. Яровское—с. Маралиха—с. Усть-Пихтовка—Усть-Калманка—Барнаул—Сростки—долина р. Чуя—долина р. Тархата—верховье р. Джумала—плоск. Укок—долина р. Акалаха—перевал Теплый Ключ—верховье р. Джумала—долина р. Тархата—Кош-Агач—Чеган-Узун—долина р. Чуя—Барнаул.

1999.

16.06—30.06. Экспедиция по Западному Алтаю (Колыванский хребет, верхнее течение р. Белая) Барнаул—долина р. Чарыш близ Калмыцких Мысов—г. Синюха—Змеиногорск—Барановка—г. Ревнюха—с. Верхалейка—долина р. Глубокая—верхнее течение р. Белая—Андреевский—Чинета—Барнаул.

2000.

23.06—3.08. Экспедиция по Западному Алтаю и Юго-Восточному Алтаю Барнаул—Курья—с. Шипуниха—долина р. Глубокой—верхнее течение р. Белая—с. Тигирек—Тигирекский хр.—пос. Яровское—с. Маралиха—с. Усть-Пихтовка—долина р. Маралиха—с. Слюдянка—долина р. Слюданка—с. Огни—Барнаул—Бийск—Акташ—Кош-Агач—верховье р. Юстыд—с. Кокоря—с. Актал—долина р. Бор-Бургазы—Чуйская степь—долина р. Уландрык—долина р. Тархата—верховье р. Джумала—плоск. Укок—Тавын-Богдо-Ула—истоки р. Бухтарма—перевал Теплый Ключ—верх. р. Джумала—долина р. Тархата—Кош-Агач—Чеган-Узун—долина р. Чуя—Барнаул.

2001.

22.07—9.08. Экспедиция по Западной Монголии (Барнаул—Бийск—Акташ—Кош-Агач—Ташанта—Цаган-Нур—Баян-Ульгий—Сагсай—долина р. Кобдо—Ценгел—р. Могойтын-Гол—оз. Хотон-Нур—р. Цаган-Ус—хр. Монгольский Алтай—перевал Арагардат-Даба—Баян-Ульгий—Улан-Хус—Ойгур—верх. р. Цаган-Гол—долина р. Их-Ойгурийн-Гол—долина р. Бор-Бургасны—Цаган-Нур—долина р. Уландрык—Кош-Агач—Чеган-Узун—долина р. Чуя—Барнаул.

2004.

19.08 — экспедиция по Западному Алтаю Барнаул—с. Солонешное—с. Усть-Кан—долина р. Кумир—Усть-Кан—долина р. Чарыш—с. Карагай—Карагайский перевал—верховье р. Хайдун—Карагайский перевал— долина р. Коксу—Усть-Кан—с. Коргон—с. Сентелек—Чарышское—Барнаул).

2005.

Северо-Восточная Монголия, ограниченная с севера российской границей, с юга — р. Онон. Маршрут из Улан-Батора пролегал через Ундэр-Хан, Баин-Адрага, Норовлин, Дадал, р. Бальджин-Гол, левобережье р. Онон, хр. Эрэн-Даба, Норовлин, Баян-Уул, Баин-Адрага, Хэнтий и заканчивался в Улан-Баторе. Маршрут был начат 14 и закончен 31 августа.

2006.

Северная часть Монголии. Первый маршрут начат 18 июля и закончен 7 августа, он охватил районы, расположенные западнее г. Сухэ-Батор по р. Дзэлтэр в составе 2 экспедиционных машин. Маршрут из Улан-Батора пролегал через низовья р. Еро-Гол (близ горы Хана-Чулут-Ула), р. Селенга, Цаган-Нур-Сомон, Тушиг-Сомон на р. Дзэлтерийн-Гол (Желтура), от района Хушу-Обо до заставы Худжирт (на правом берегу р. Худжиртийн-Гол), перевал Нам-Даба, р. Селенга, Цаган-Нур-Сомон, правобережье речки Ар-Шуронгийн-Гол, Хялганат, Эрдэнэт, Орхон-Сомон, долину р. Орхон выше сомона, левобережье р. Баин-Гол в нижнем течении и Улан-Батор. Второй маршрут проходил с 9 по 19 августа и проходил от Улан-Батора к Ундэр-Хану, горам Хутаг-Ула (в 75 км севернее Ундэр-Хана), пойме р. Керулен выше Ундэр-Хана, долине р. Цэнхэрийн-Гол близ горы Дуган-Дэл, Дэлгэрхан-Сомон, горе Тумстин, пойме р. Керулен в районе моста (на дороге на Баганур), перевалу Ак-Даба, к р. Галутийн-Гол, Багануր, долине р. Тогостыйн-Гол (сухой) ниже старого сомона Эрдэне и к Улан-Батору.

2007.

Северо-Западная часть Монголии, ограниченная с запада оз. Хубсугул, с востока и севера — границами России. На самом деле маршрут исследования был им начат от КПП Ташанта (граница России и Монголии); затем через Бухзи-Мурэн, Улангом, Барун-Турун, Баян-Ула, Цаган-Ула, Мурэн, Тарялан, Цаган-Хурэ, Цаган-Ур, Хатгал, Мурэн, Хутаг, Булган, Байшин, Дзаман до Улан-Батора. Затем из Улан-Батора южной дорогой отряд отправился к КПП Ташанта. Путешествие длилось около 2 мес.

УДК 92(47+57) : 58 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 8

© Е. И. Демьянова,[1] Р. В. Камелин[2]

ПАМЯТИ АНАТОЛИЯ НИКОЛАЕВИЧА ПОНОМАРЕВА (1906—1978)

E. I. DEMYANOVA, R. V. KAMELIN. ANATOLIY NIKOLAEVICH PONOMAREV (1906—1978): IN MEMORIAM

[1] Пермский государственный педагогический университет
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 23.01.2008

Анатолий Николаевич Пономарев родился 23 декабря 1906 г. в д. Боярка Ирбитского уезда Пермской губернии в семье юриста и педагога. Его дед был священником.

В 1925 г. он поступил в Пермский государственный университет на естественное отделение педагогического факультета, который закончил в 1929 г. В студенческие годы он работал препаратором в ботанической лаборатории Д. А. Сабинина, о котором на всю жизнь сохранил самые теплые воспоминания. Здесь им была выполнена, опубликована и защищена дипломная работа «Корневые системы степной люцерны в различных экологических условиях».

После окончания университета А. Н. работал геоботаником в землеустроительных экспедициях в Западной Сибири и Западном Приуралье, преподавал в Уральском областном техникуме землеустроительства и мелиорации (г. Тюмень). С 1933 г. он начал педагогическую деятельность в Медицинском и Педагогическом институтах г. Перми. В последнем он читал географию растений для студентов и аспирантов кафедры физической географии. Параллельно в эти же годы по приглашению Тюменского педагогического института он читал лекции по анатомии и систематике растений. Начиная с 1936 г. и до конца жизни его педагогическая и научная деятельность неразрывно связана с Пермским университетом.

В своей научной карьере сам А. Н. выделял два периода. Первый (1936—1948 гг.) связан преимущественно с исследованиями в области флористики, экологии и географии растений. Базой для этих работ были западные предгорья и низкогорья Урала от бассейна р. Вишеры до Кунгурской и Красноуфимской лесостепей и районы Зауральского пенеплена на водоразделе рек Тобола и Урала и низкогорья южной части Среднего Урала (Вишневые горы, Сугомак, Егоза). Уже первая крупная публикация А. Н. Пономарева (1937) «Элементарные ландшафты абразионно-эрозионной платформы Урала в подзоне разнотравно-ковыльных степей», основанная на геоботанической съемке (м. 1:100 000), параллельно с почвенной съемкой А. Л. Лютина и детальным анализом рельефа, развивающим идеи И. М. Крашенинникова — не могла не обратить на себя внимание. Ландшафтоведение было в эти годы одной из «точек роста» теоретической географии, а работа А. Н. Пономарева — одним из первых опытов картирования элементарных ландшафтов, да еще и решающим сложнейшую теоретическую задачу — определения низшей таксономической единицы классификации ландшафтов. Это было актуально, и опубликована она была в лучшем тогда географическом журнале (цитировали эту работу более 30 лет!). В январе 1938 г. А. Н. был одним из двух секретарей (и хроникером) Первого Всесоюзного совещания по истории флоры и растительности СССР. В том же выпуске «Ботанического журнала СССР» за 1938 г., где была опубликована хроника совещания, появилась и работа А. Н. «О местонахождениях *Dryas punctata* Juz. в Западном Приуралье». В ней детально исследованы местообитания дриады, которую автор в этих условиях посчитал древним мигрантом с гор Урала, сохранившимся в реликтовых местонахождениях на гипсах и известняках вместе с рядом других калькофитных видов, но преимущественно горно-степных и боровых. Она открыла небольшой цикл работ, связанных с изучением экологии кальцефитов на Среднем Урале. Предметом большой работы «Температурный микроклимат и растительность известняков и гипсов Среднего Урала и Западного Приуралья в зависимости от экспозиции» (1940) был температурный режим местообитаний кальцефитов и состав видов (а там, где они были развиты, и ценозов) на обнажениях известняков и гипсов в долинах рек. Наблюдения совместно с геологом-карстоведом Г. А. Максимовичем различных форм выветривания и размыва гипсов и известняков на склонах разной экспозиции были обобщены в еще одной статье. Полностью же результаты этих работ были оформлены в качестве кандидатской диссертации «Об относительной стенотопности кальцефилов Уральской флоры в связи с вопросом о происхождении известковой флоры Среднего Урала» (она была защищена в 1942 г.). Автор, вслед за классическими работами П. Н. Крылова и С. И. Коржинского, Б. А. Келлера, в своих исследованиях соединяет и приборные экспериментальные данные с шести стационарных площадок, и данные геоботанических описаний и флористических изысканий на маршрутах в долинах рек Чусовой, Сылвы, Косьвы, Усьвы и Вишеры. Он показывает, что в сезон вегетации растений температурный режим известняков и гипсов характеризуется широким диапазоном в зависимости от экспозиции склонов. На южных экспозициях он очень теплый, с резким подъемом и еще более резким спадом ночью (более континентальный). На северных экспозициях он холодный, мало контрастный. Температуры приземного слоя воздуха и почвы на южных экспозициях сильно зависят от интенсивности солнечного излучения, поверхность почвы и ее слой до 3.5 см — здесь теплее, чем температура приземного слоя воздуха. На северных экспозициях температура определяется постепенным нагревом воздуха, температура почвы существенно ниже (почвы обычно влажны и более грубо гумусированы). Это разрешает те противоречивые результаты, которые были получены ранее в подобных условиях. И в согласии с этим различна и растительность (на северных экспозициях — коренные ценозы тайги, на южных — сухие и разреженные боры). Флористический же состав и ценозов и собственно поселений на скалах обогащен на северных экспозициях редкими арктоальпийскими или горными видами, на южных экспозициях — степными и лугостепными. Есть и группа видов, не зависящих от экспозиции (и причины того различные). Итогом же всех работ стала небольшая статья «Об относительной стенотопности калькофитов флоры Среднего Урала в связи с их реликтовым характером» (1945), которая была представлена В. Н. Сукачевым в «Доклады Академии наук СССР». В ней вся калькофитная флора определяется как реликтовая фация флоры Урала, основное же ядро ее характеризуется как восточно-евразиатское и сибирское. На Среднем Урале эти виды стенотопны, но стенотопность большинства их относительна. Здесь они полностью или частично утратили ценотические связи при деградации ценозов, в которых они ранее развивались, были вытеснены на специфические субстраты, где хорошо сформированных ценозов нет. В пределах же всего ареала (в том числе в Сибири) они участвуют в ценозах, в которых они формировались, и экологическая амплитуда их значительно шире. Следовательно, на Урале — это реликты-деграданты, но представляющие разные стадии этой деградации (и утраты ценотических связей). Пономарев предлагает различать обязательные и условные калькофиты. Обязательные немногочисленны, связи их с современными ценозами утрачены. Часть условных — это собственно горные петрофиты, тоже без связей с ценозами, но они не строго кальцефитные, встречаются и на других субстратах. Но бóльшая часть условных калькофитов относительно стенотопные. Основное ядро их — это вероятные реликты холодной плейстоценовой сосново-лиственнично-березовой лесостепи в понимании И. М. Крашенинникова. Есть виды более западно-евразиатские, которые можно считать ксеротермическими реликтами степной флоры голоцена. Есть гляциальные реликты. А в связи с этим можно предполагать и двойственную природу эдафического эндемизма. Это могут быть неоэндемики, адаптивно обособленные на субстратах (многие виды «мелов»), но это могут быть и реликты-деграданты, резко сократившие и эдафический, и географический ареал («эдафические палеоэндемики»). А. Н. очень сочувственно воспринимал высказывание Ф. Ольтманса «проблема реликтов — это прежде всего экологическая проблема», но в своей работе он показал, что экологию видов необходимо познавать в первую очередь через точные данные по фитоценотическим характеристикам во всем ареале вида.

Почти одновременно с этой серией экологических работ А. Н. Пономарев (1940, 1941, 1948, 1949) публикует ряд статей, посвященных анализу лесостепного комплекса флоры Среднего, а затем и Северного Урала. В трех первых работах представлены его исследования флоры Кунгурской лесостепи. Он описывает пойменные (луго)степи в долине р. Сылвы, горные сосняки (в том числе с лиственницей) на восточной окраине этой территории, а затем анализирует собственно лесостепной комплекс небольшой части севера Кунгурской лесостепи, который охватывает 71 вид лесостепных и степных видов. Бóльшая часть их евразиатские (широко распространенные и в том числе настоящие степные), но есть и собственно урало-сибирские. Есть также боровые и бетулетальные виды. Но есть некоторые более западные лугостепные, боровые и петрофитно-степные виды, а также ряд неморальных видов, находящихся здесь на северных границах ареалов. Ряд восточно-евразиатских видов образует здесь ценозы, сходные с сибирскими (холодно-полынные, изменчиво-полынные). Сложный комплекс лесостепи предположительно сложился в результате двух — позднеледниковой и голоценовой — волн миграции (согласно И. М. Крашенинникову). И эта же сложность комплекса показывает, что здесь проходит важный рубеж распространения к северу видов в ксеротермический этап голоцена. В 1949 г. в «Ботаническом журнале» появилась и подготовленная ранее в журнал «Советская ботаника» (который был закрыт) статья «О лесостепном флористическом комплексе Северного и северной части Среднего Урала». В ней было показано, что в таежном Предуралье (от бассейна Вишеры до бассейна Чусовой) имеется богатый комплекс реликтов плейстоценовой урало-сибирской лесостепи (в понимании И. М. Крашенинникова).

После августовской сессии ВАСХНИЛ (1948 г.) начались гонения на ботаников, которые занимались теоретическими проблемами, прямо не связанными с практикой народного хозяйства. На периферии они принимали особенно уродливые формы. А. Н. Пономареву пришлось свернуть ботанико-географические исследования и вплотную заняться проблемой семеноводства люцерны (в Зауралье). Но еще две статьи, сданные в печать ранее, все же вышли в 1951—1952 гг. В одной из них «О лесостепном комплексе и сибирских влияниях во флоре севера европейской части СССР» (1952) он показал, что и во флоре севера европейской части России есть комплекс плейстоценовых лесостепных по природе видов (общих с Сибирью и Северным Уралом). Он обеднен, но его нельзя связывать с миграцией в ксеротермический период голоцена, а общее распространение подобных видов характеризуется тем, что они приурочены на равнинах западнее Урала либо к северным частям лесостепной зоны, либо к лесостепи, отсутствуя в средней и южной тайге.

И все же начиная с 1949 г. А. Н. работает уже в основном над проблемами цветения и опыления растений, причем важнейшая особенность его работ в том, что он работает прежде всего как эколог. Тщательность экспериментов, исключительная наблюдательность в сочетании с обширными знаниями природной обстановки регионов, где велись эксперименты (т. е. опыт геоботанических и ботанико-географических работ прошлых лет) позволили ему сделать удивительные открытия в области, которая, казалось бы, хорошо развивалась еще со времен Ч. Дарвина. Недаром А. П. Шенников характеризовал работы А. Н. как «ботанического Фабра». Так, уже при работе с культурой люцерны А. Н. выяснил, что цветение и опыление этой важнейшей кормовой культуры в степной зоне зависит от множества неблагоприятных экологических факторов, вызывающих депрессии различной продолжительности времени (полуденная, знойная, засушливая, кратковременная непогодная и длительная посленепогодная), но едва ли не важнейшей причиной низкой семенной продуктивности люцерны выступает биоценотическая или ландшафтная депрессия, связанная с тем, что в условиях культигенно-измененного ландшафта создается недостаток эффективных опылителей (одиночных пчел и шмелей), как следствие отсутствия необходимых для их гнездования стаций. Культурные же пчелы не обеспечивают эффективного опыления, а длительное цветение и обильный медосбор — как раз показатели неблагополучного завязывания семян. Следовательно, посевы люцерны должны размещаться вблизи от мест, где могут существовать ее опылители, и не быть слишком обширными.

Кроме люцерны А. Н. начал работы и по цветению и опылению кормовых луговых и степных злаков (в природе и на коллекционных участках в Кунгурском и Троицком учебно-опытных хозяйствах, бывших ранее заповедниках, и в окрестностях Перми). Эти работы касались очень широкого круга проблем цветения и опыления злаков — механизмов раскрывания цветков, роста тычиночных нитей, температуры в цветках, клейстогамии, автофертильности, жизнеспособности пыльцы, в том числе на искусственных средах, и, конечно, влияния внешних факторов на эти процессы. Оказалось, что цветение и опыление злаков характеризуются определенной суточной ритмикой. Большая часть их цветут либо утром, либо после полудня, но есть и цветущие ночью, или в полдень, дважды — утром и вечером либо даже круглосуточно. Связи подобной ритмики с какими-либо показателями внешней среды неопределенные, но несомненно, что есть некоторый диапазон температур, в котором идет цветение (и есть оптимум). Обнаруживается экологическая разнокачественность при клейстогамии (термо- и ксероклейстогамия), а также чередование в разные сезоны преимущественно перекрестного или самоопыления. Но тип суточной ритмики оказался видоспецифичным (для вида постоянным).

Интенсивная экспериментальная работа позволила А. Н. заняться докторской диссертацией. Два года (1955—1956 гг.) он смог работать полноценно во время докторантуры в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР (консультантом его был А. П. Шенников). В БИН А. Н. имел возможность общаться и со многими другими крупными ботаниками. В начале 1957 г. он успешно защитил диссертацию «Биология и экология цветения и опыления посевной люцерны, луговых и степных злаков», а с осени 1957 г. стал заведующим кафедрой морфологии и систематики растений Пермского университета. Естественно, что на кафедре стали развиваться работы по экологии цветения и опыления растений. Анатолий Николаевич называл это направление антэкологией (anthecology). Ему было ясно, что те удивительные приспособления в процессах цветения и опыления растений, которые он исследует — это не просто структурные или экофизиологические приспособления, как полагало большинство исследователей, но это и адаптации к обитанию растений в определенной биотической среде. И они должны быть, прежде всего, востребованы в геоботанике, в энтомологии, да и, как оказалось, — в систематике растений. А поскольку появились и ученики, он поставил и задачу исследований антэкологии растений основных зональных типов и формаций растительности — тундр, темнохвойной тайги, широколиственных лесов, степей, пустынь и высокогорий. Сам он при этом углубленно занимался злаками. Было открыто и изучено взрывчатое и порционное цветение у послеполуденных злаков — строго синхронное массовое раскрывание цветков у множества особей, стимулированное спадом температур, что А. Н. считал важной адаптацией в жестком температурном режиме степной зоны, ограничивающем срок жизнеспособности пыльцы. В ряде сложных полиморфных групп злаков было установлено наличие рас, различающихся по ритмике цветения (и фактически нескрещивающихся вследствие этого). Подобные антэкологические расы у типчаков оказались еще и разными по кариотипу. А. Н. расценивал эти факты как свидетельство биологической изоляции (и, следовательно, предпосылкой симпатрического видообразования), а также как хорошие диагностические признаки при различении видов-двойников (криптических рас). Позднее эти подходы были широко развиты в школе харьковских агростологов во главе с Ю. Н. Прокудиным. Пономарев и Прокудин (1975) в совместной работе назвали весь комплекс явлений разграничения периодов цветения и опыления в течение суток у злаков динамической анемофилией, справедливо оценив этот комплекс как важнейшую адаптацию в этой группе анемофильных растений, обеспечивающую симпатрическое видообразование. Углубленное изучение (вместе с В. А. Верещагиной) характерных растений темнохвойных лесов, среди которых большинство — самоопылители, позволило А. Н. сделать важный вывод, что этим-то и объясняется исключительно резко выраженная константность (малая изменчивость) этих видов на огромных территориях, занятых темнохвойной тайгой. Работами А. Н. и его учеников было доказано и то, что в разных зонах, где параметры косной среды очень сужены — в Арктике, в пустынях, но и в темнохвойной тайге, — растения обычно переходят к самоопылению (и это снова связано не только прямо с жесткими рамками косной среды, но и с ограниченными ресурсами биотической среды, в том числе отсутствием насекомых-опылителей и т. д.). А. Н. неоднократно подводил итоги исследований, как своих, так и всех своих учеников, по антэкологии, он опубликовал важный методический раздел по изучению цветения и опыления растений в уникальном методическом труде «Полевая геоботаника». Он совместно с Е. И. Демьяновой подготовил и большой раздел, посвященный опылению у цветковых растений для многотомной сводки «Жизнь растений», появившийся уже после его кончины. Строго научно, но и исключительно доходчиво и интересно в нем рассказывается обо всем, что должны знать ботаники о разнообразии приспособлений в процессах опыления, в том числе и о тех, что были открыты им и его учениками.

В последние годы жизни он начал работать вместе с некоторыми сотрудниками (В. А. Верещагина, Е. И. Демьянова) по проблемам, связанным с половой структурой популяций сексуально-полиморфных видов. Еще в начале 1960-х годов он изучал андромоноэцичные виды зонтичных, а затем вместе с Е. И. Демьяновой начались планомерные исследования гинодиэцичных видов во флоре Троицкого заказника (учебно-опытного хозяйства). Изучалось распространение женских и обоеполых растений в природных популяциях, морфология и размеры обоеполых и женских цветков, их нектаропродуктивность, семенная продуктивность женских и обоеполых особей и др. При жизни А. Н. была опубликована вместе с Е. И. Демьяновой одна статья, а еще одна, где в том числе намечалась программа дальнейших работ, также увидела свет лишь после смерти Анатолия Николаевича. И все же многое из того, что было намечено А. Н., удалось в дальнейшем выполнить.

Уже с конца 1950-х—начала 1960-х годов стало ясно, что А. Н. сумел создать в Пермском университете настоящую научную школу антэкологии, которая не только была признана ведущей в СССР, но и получила мировое признание. Труды самого А. Н. хорошо знали и авторы наиболее авторитетной зарубежной сводки по антэкологии K. Faegri и L. van der Pijl, поэтому публикация в российской сводке «Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции» (т. 3, 2000) оригинальной главы «The evolution of wind pollination», написанной H. P. Linder, без какой-либо параллельной главки (или хотя бы комментария), где характеризовались бы труды А. Н. Пономарева и Ю. П. Прокудина в этом направлении, конечно не способствовало утверждению приоритета идей этих прекрасных отечественных ботаников (они, конечно, были неизвестны южноафриканскому автору), и в отношении адаптивных характеристик процессов опылении у злаков, и в отношении роли «динамической анемофилии» в процессах расообразования у анемофильных злаков.

А. Н. был замечательным педагогом. Он читал постоянно обновляемый основной курс систематики высших растений, курсы специализации (в том числе экологии растений, ботанической географии, растительности СССР «в основных зонах» и др.). Собственно антэкологическая школа Анатолия Николаевича, созданная им в Пермском университете, была очень многогранной. Многие его ученики стали крупными оригинальными учеными.

Исследованиями учеников А. Н. через всю зональную систему бывшего СССР заложен как бы антэкологический профиль. Основное внимание было обращено на экологию опыления эдификаторов и важнейших экобиоморф определенных растительных формаций. Наиболее подробному исследованию в этом плане подверглись северные территории. Так, наблюдения В. Ф. Шамурина проведены на севере Якутии (в районе бухты Тикси). Исследования выявили ряд особенностей в опылении растений Арктики, в частности широкое распространение автогамии. Последнее связано с бедностью энтомофауны и плохими погодными условиями для перекрестного опыления растений.

Исследования М. С. Кайгородовой проведены в горных тундрах Полярного Урала. Автор пришла к выводу, что у подавляющего большинства растений ракомитриевой и ерниковой тундр Полярного Урала энтомофильный облик цветков соответствует действительному способу опыления. Эффективному насекомоопылению их способствует круглосуточное распускание и длительное функционирование цветков, высокая скорость работы шмелей (наиболее эффективных опылителей) и круглосуточная активность последних. Однако в крайне неблагоприятных погодных условиях (низкой температуре и продолжительном моросящем дожде) у энтомофильных растений Полярного Урала повышается возможность самоопыления. По мнению автора, подавляющее большинство видов исследуемого района совмещают перекрестное опыление с помощью насекомых и ветра с самоопылением. Последнее, как правило, играет у них роль надежного резерва, если неблагоприятные условия затрудняют перекрестное опыление.

Склонность к автогамии как резервному способу опыления у растений арктической тундры о-ва Врангеля подтверждают и наблюдения Е. А. Тихменева. Однако, по мнению автора, у некоторых представителей из сем. *Papaveraceae*, *Ranunculaceae, Asteraceae* и многих *Saxifragaceae* автогамия является облигатным способом опыления. Проведенные в этом же районе исследования В. П. Левковского по антэкологии арктических злаков выявили способность последних к круглосуточному цветению, но при этом пик массового распускания цветков приходится на определенные часы. Арктические злаки цветут хазмогамно, поэтому перекрестное опыление у большинства из них играет ведущую роль. Однако при неблагоприятных условиях большинство из них склонно к самоопылению, проявляющемуся во всех его способах (гейтоногамия, клейстогамия). Последние выступают как резервные способы опыления.

В. А. Верещагиной изучена антэкология растений темнохвойной тайги. Подавляющее большинство их имеет цветки с хорошо выраженными признаками энтомофильной организации. Последняя дисгармонирует с современными условиями их обитания. Подлинная энтомофилия у этих растений утрачена, по-видимому, вследствие высокой затененности и влажности под пологом тайги. С этим же связано крайне малое количество энтомофилов. Приспособлением к фитосреде тайги, исключающей энтомофилию, явилось самоопыление как основной способ опыления.

Антэкология растений широколиственного леса изучена Л. А. Антоновой в липняках учлесхоза «Предуралье» (Пермский край) и дубравах Воронежского заповедника и учлесхоза ЛГУ «Лес на Ворскле». Объектами исследования явились растения древесно-кустарникового яруса, дубравные эфемероиды и другие характерные растения широколиственного леса. Проведенные исследования установили преобладание перекрестного опыления (энтомофильного или анемофильного) у представителей флоры широколиственного леса. Единственным самоопылителем является копытень европейский. В качестве резервного способа опыления самоопыление имеет место у пролески сибирской, ветреницы алтайской и некоторых других видов либо самоопыление совсем исключается из-за раздельнополости цветков, дихогамии и других механизмов. В широколиственном лесу явственно выражена тенденция ухода от затенения, что достигается либо ранним цветением до распускания листьев на деревьях, либо приуроченностью цветущих растений к опушкам, полянам и другим осветленным участкам леса.

Антэкология маревых каменистой и солончаковой пустыни юго-восточного Казахстана исследована Е. И. Демьяновой. Наиболее замечательной чертой антэкологии пустынных маревых является разнообразие у них и совмещение разных способов опыления (анемофилия, энтомофилия, самоопыление, клейстогамия), что связано с малой специализацией их цветка к отдельным способам опыления. Многообразие способов опыления у маревых, особенно широкое распространение у них самоопыления, стойкость и долговечность пыльцы обеспечивают достаточно устойчивое и эффективное осуществление процессов опыления в крайне жестких ксеротермных условиях пустыни.

Диссертация Н. Н. Новожиловой (1984), последней аспирантки А. Н. Пономарева, посвящена антэкологии высокогорных растений Восточного Памира. Наиболее существенными адаптациями в сфере опыления являются лабильность опыления, отмеченная у анемо- и энтомофилов, и особенности суточного ритма цветения. Распускание цветков и рассеивание пыльцы происходит в позднеутренние и околополуденные часы в относительно благоприятных погодных условиях.

Как уже упоминалось, любимым объектом исследований А. Н. были злаки — дикорастущие и культурные. Последним посвящена серия работ самого А. Н. и его учеников. Работа В. А. Банниковой (1964) посвящена антэкологии луговых и хлебных злаков: суточному ритму цветения и жизнеспособности пыльцы, определяемой методом проращивания на искусственных средах. Ею констатирована приуроченность цветения луговых злаков к утренним, послеполуденным и предвечерним часам. Жизнеспособность пыльцы злаков достаточно достоверно может быть установлена путем проращивания пыльцы на искусственной среде при определенных для каждого вида условиях. Прижизненное окрашивание пыльцевых зерен различными химическими реагентами дает менее точные и менее сравнимые результаты.

Исследования Т. П. Белковской (1972) касаются антэкологии дикорастущих и культурных пшениц, что давало возможность установить различия в процессах цветения и опыления в зависимости от степени окультуренности видов, плоидности, географического происхождения, экологической природы. Хотя все виды пшеницы являются облигатными самоопылителями, в строении их цветка сохранились важнейшие приспособления к анемофилии: лодикулярный аппарат, обусловливающий раскрывание цветковых чешуй, рост тычиночных нитей, выносящих пыльники за их пределы, сыпучая пыльца. Однако возможности осуществления перекрестного опыления у разных видов существенно различны. Они обусловлены генотипически, условия внешней среды влияют лишь на степень их проявления. Черты анемофильной организации (открытый тип цветения с выходом всех трех пыльников, большое количество высыпающейся из них пыльцы, хорошо выраженная суточная ритмика цветения, длительное пребывание цветков в открытом состоянии, значительная (3—4 мм) щель между цветковыми чешуями в момент их максимального расхождения и др.) в наибольшей полноте выражены у дикорастущих и малоокультуренных видов. У культурных видов они во многом утрачены. Самоопыление является основным видом опыления, обеспечивающим эффективное завязывание семян. Результативность перекрестного опыления всегда несравненно ниже (в опытах автора — 13—14%).

Исследования М. Б. Гузик (Русаковой) посвящены суточному ритму и экологии цветения и опыления злаков степей Забайкалья и Хакасии. Работа касается выявления сходства и различий в суточных ритмах цветения у разных географических популяций (зауральских, забайкальских и хакасских) широко распространенных степных злаков и выяснения связи суточной ритмики цветения и опыления с систематической дифференциацией у полиморфных видов злаков. Вопреки ранее существовавшему мнению, близкие таксоны злаков характеризуются разной суточной ритмикой цветения. У полиморфных видов степных злаков систематическая дифференциация на аллопатрические таксоны сопровождается различиями в суточной опылительной ритмике. У симпатрических таксонов разница в суточных сроках цветения играет роль биологической изоляции между ними.

Докторские диссертации В. А. Верещагиной (1980) и Е. И. Демьяновой (1990) обусловлены интересами Анатолия Николаевича к проблеме сексуально-полиморфных растений. Работа В. А. Верещагиной (1980) посвящена изучению полиморфизма цветков у растений одного вида. Явления гинодиэции, клейстогамии и гетеростилии рассматриваются автором по всей совокупности морфологических и эмбриологических признаков в их взаимосвязи. По мнению автора, андростерильные цветки гинодиэцичных видов, а также клейстогамные и гетеростильные следует рассматривать как узкоспециализированные, приспособленные только для одного способа опыления. Явления, сопровождающие развитие специализированных форм цветков (мужскую стерильность, дегенерацию клеток, редукцию органов цветка, количественные различия в их развитии), автор рассматривает не как патологию, а в качестве специфических особенностей развития этих форм.

Докторская диссертация Е. И. Демьяновой касается вопросов полового полиморфизма цветковых растений и является продолжением исследований, начатых совместно с А. Н. Автором констатировано наличие более глубокой половой дифференциации цветковых растений, чем это считалось ранее. Среди негермафродитных типов наиболее широко встречается гинодиэция, занимающая по распространению второе место после гермафродитизма (11—12 %). Широкое распространение гинодиэции среди цветковых связано, по мнению автора, прежде всего с возможностью успешного сочетания перекрестного опыления (у обоеполых и женских особей) и самоопыления (у обоеполых). Половые формы у всех сексуально-полиморфных растений неодинаковы в антэкологическом аспекте: им свойственна асинхронность в фенологических и суточных сроках цветения, продолжительности цветения, нектаровыделении и семенной продуктивности. В сущности они представляют собой разные антэкологические расы в пределах одного и того же вида, с неодинаковым набором приспособлений к перекрестному опылению, с разной стратегией и тактикой цветения.

Но А. Н. отнюдь не стремился к тому, чтобы вся кафедра работала лишь в рамках основной оригинальной школы. На кафедре в это время начались и работы по коэволюции растений и микоризных грибов (Л. В. Крюгер, И. А. Селиванов), позднее выросшие в собственную школу в Пермском государственном педагогическом институте. Развивались и традиционные для кафедры геоботанические работы (М. М. Данилова, А. М. Овеснов). Внимательно следя за студентами, А. Н. нередко направлял их интересы в такие разделы ботаники, где они и находили свое призвание. И часто помощь А. Н. была особенно велика именно в таких случаях. Ведь, например, Р. В. Камелину он не только организовал (после 3-го курса) поездку на весь летний сезон в Казахстан и Среднюю Азию, но и затем помог получить академотпуск и поработать, определяя среднеазиатские растения, в БИН АН СССР (Ленинград). Поэтому в годы заведования кафедрой А. Н. Пономарева немало выпускников Пермского университета стало работать и далеко за пределами Пермского края и в других отраслях ботаники (Б. М. Груздев, М. И. Власов, Т. М. Михайлова и др.).

Вспоминая об общении с Анатолием Николаевичем, Р. Е. Левина замечательно определила, что он был «человеком редкого обаяния». Он был не только выдающимся исследователем-ботаником и экологом, прекрасным педагогом, но и одним из тех людей, которые всей жизнью своей и создавали культурную среду в университете, в своей любимой науке, в городе, где они жили. Он любил и литературу, и музыку, театр и живопись, деликатно старался поделиться этим и со своими учениками и сотрудниками. Исключительно доброжелательным, внимательным, естественно благородным, надежным наставником в жизни он и остается в памяти нашей, его учеников и подопечных.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 8)

Стр.

ALGAE

Aulacoseira nivalis (W. Smith) Genkal et Kulikovskiy stat. nov. 1203
Spiniferomonas E. Takahashi **sect. Tubulares** Voloshko **sect. nov.** 1255
Spiniferomonas E. Takahashi **sect. Planae** Voloshko **sect. nov.** 1256
Spiniferomonas E. Takahashi **sect. Trigonae** Voloshko **sect. nov.** 1256

PLANTAE VASCULARES

Aizopsis rhodocarpa V. Byalt et Sun-Den-Kho **sp. nov.** 1265
Hyalopoa zarubinii Enustschenko et Schumkin **sp. nov.** 1269
Allium bekeczalicum Lazkov **sp. nov.** 1272

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2008. VOL. 93. N 8)

Page

Gamalei Yu. V. The herbs of cold and hot plains 1161

COMMUNICATIONS

Schilkina I. N. The genus *Vaucheria* (*Xanthophyceae*) in Moldova 1188

Genkal S. I., Kulikovskyi M. S. *Centrophyceae* (*Bacillariophyta*) from Polistovo-Lovatsky sphagnous tract (Rdeisk State Nature Reserve) 1200

Vassilyev A. E. Genesis and structure of the cell wall of ground epidermal cells in the leaf of *Populus deltoides* (*Salicaceae*) 1209

Volkova S. A., Doudkin R. V., Gorovoy P. G. Leaf epidermis structure in the species of *Megadenia* (*Brassicaceae*) 1213

Shamrov I. I., Babro A. A. Anther development and structure in *Rhododendron schlippenbachii* and *R. luteum* (*Ericaceae*) 1219

Elisafenko T. V. Ontogenesis and population structure of *Coluria geoides* (*Rosaceae*) in the Central Altai 1239

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Voloshko L. N. A modern classification of chrysophycean algae (*Chrysophyta*) 1250

Byalt V. V., Goncharova S. B., Sun-Den-Kho V. S. *Aizopsis rhodocarpa* (*Crassulaceae*), a new species from Central Siberia 1264

Enuschenko I. V., Schumkin P. V. A new species of the genus *Hyalopoa* (*Poaceae*) from the Eastern Sayan Mountains 1269

Lazkov G. A. A new species of the genus *Allium* (*Alliaceae*) from Kirghizia 1271

FLORISTIC RECORDS

German D. A. The genus *Thellungiella* (*Cruciferae*) in Europe 1273

CHROMOSOME NUMBERS

Shner Ju. V., Pimenov M. G., Ostroumova T. A., Kljuykov E. V., Alexeeva T. V. Chromosome numbers of the *Umbelliferae* of various regions of Russia 1281

Chepinoga V. V., Gnutikov A. A., Enuschenko I. V. Chromosome numbers in some species of vascular plants of the Baikal Siberia 1286

Shatokhina A. V. Chromosome numbers of vascular plants from the Amur Region . . . 1296

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Cherneva O. V., Yakovlev G. P., Krupkina L. I., Dorofeev V. I. Rudolf Vladimirovich Kamelin (on the 70-years anniversary) 1304

Demyanova E. I., Kamelin R. V. Anatoliy Nikolaevich Ponomarev (1906—1978): in memoriam 1316

Index of new plant names 1326

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2008. Т. 93. № 8)

Стр.

Гамалей Ю. В. Травы холодных и жарких равнин 1161

СООБЩЕНИЯ

Жилкина И. Н. Род *Vaucheria* (*Xanthophyceae*) в Молдавии 1188
Генкал С. И., Куликовский М. С. Центрические диатомовые (*Bacillariophyta*) Полистово-Ловатского сфагнового массива (Государственный природный заповедник «Рдейский») 1200
Васильев А. Е. Генезис и структура оболочки основных клеток эпидермиса листа *Populus deltoides* (*Salicaceae*) 1209
Волкова С. А., Дудкин Р. В., Горовой П. Г. Строение эпидермы листьев видов рода *Megadenia* (*Brassicaceae*) 1213
Шамров И. И., Бабро А. А. Развитие и строение пыльника у *Rhododendron schlippenbachii* и *R. luteum* (*Ericaceae*) 1219
Елисафенко Т. В. Онтогенез и структура ценопопуляций *Coluria geoides* (*Rosaceae*) в Центральном Алтае 1239

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Волошко Л. Н. Современная система золотистых водорослей (*Chrysophyta*) 1250
Бялт В. В., Гончарова С. Б., Сун-ден-хо В. С. *Aizopsis rhodocarpa* (*Crassulaceae*) — новый вид из Центральной Сибири 1264
Енущенко И. В., Шумкин П. В. Новый вид рода *Hyalopoa* (*Poaceae*) из Восточного Саяна 1269
Лазьков Г. А. Новый вид рода *Allium* (*Alliaceae*) из Киргизии 1271

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Герман Д. А. Род *Thellungiella* (*Cruciferae*) в Европе 1273

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

Шнер Ю. В., Пименов М. Г., Остроумова Т. А., Клюйков Е. В., Алексеева Т. В. Числа хромосом зонтичных (*Umbelliferae*) разных районов России 1281
Чепинога В. В., Гнутиков А. А., Енущенко И. В. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений флоры Байкальской Сибири 1286
Шатохина А. В. Числа хромосом сосудистых растений из Амурской области . . . 1296

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Чернева О. В., Яковлев Г. П., Крупкина Л. И., Дорофеев В. И. Рудольф Владимирович Камелин (к 70-летию со дня рождения) 1304
Демьянова Е. И., Камелин Р. В. Памяти Анатолия Николаевича Пономарева (1906—1978) 1316
Указатель новых названий растений 1326

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 8. 1161—1328.